

Lineare Stabilitätsanalyse von Meta-Nahrungsnetzen

Generalisierte Methode, Master-Stability-Funktionen und die Rekonstruktion der Jacobi-Matrix aus stochastischen Zeitreihen

Zur Erlangung des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)

genehmigte Dissertation von Andreas Brechtel aus Dieburg

Tag der Einreichung: 20.01.2020, Tag der Prüfung: 19.02.2020

1. Gutachten: Prof. Dr. Barbara Drossel

2. Gutachten: Prof. Dr. Thilo Gross

Darmstadt – D 17



TECHNISCHE
UNIVERSITÄT
DARMSTADT

Fachbereich Physik
Institut für Festkörperphysik
Theorie komplexer Systeme

Lineare Stabilitätsanalyse von Meta-Nahrungsnetzen
Generalisierte Methode, Master-Stability-Funktionen und die Rekonstruktion der Jacobi-Matrix aus
stochastischen Zeitreihen

genehmigte Dissertation von Andreas Brechtel

1. Gutachten: Prof. Dr. Barbara Drossel
2. Gutachten: Prof. Dr. Thilo Gross

Tag der Einreichung: 20.01.2020

Tag der Prüfung: 19.02.2020

Darmstadt – D 17

Bitte zitieren Sie dieses Dokument als:

URN: urn:nbn:de:tuda-tuprints-114798

URL: <http://tuprints.ulb.tu-darmstadt.de/11479>

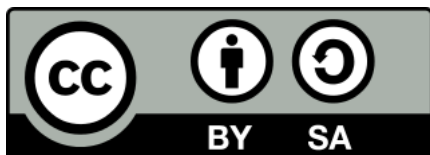
Jahr der Veröffentlichung: 2020

Dieses Dokument wird bereitgestellt von tuprints,

E-Publishing-Service der TU Darmstadt

<http://tuprints.ulb.tu-darmstadt.de>

tuprints@ulb.tu-darmstadt.de



Die Veröffentlichung steht unter folgender Creative Commons Lizenz:

Namensnennung – Weitergabe unter gleichen Bedingungen 4.0 International

This work is licensed under the Creative Commons Attribution-ShareAlike 4.0 International License.

<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>

Erklärungen laut Promotionsordnung

§8 Abs. 1 lit. c PromO

Ich versichere hiermit, dass die elektronische Version meiner Dissertation mit der schriftlichen Version übereinstimmt.

§8 Abs. 1 lit. d PromO

Ich versichere hiermit, dass zu einem vorherigen Zeitpunkt noch keine Promotion versucht wurde. In diesem Fall sind nähere Angaben über Zeitpunkt, Hochschule, Dissertationsthema und Ergebnis dieses Versuchs mitzuteilen.

§9 Abs. 1 PromO

Ich versichere hiermit, dass die vorliegende Dissertation selbstständig und nur unter Verwendung der angegebenen Quellen verfasst wurde.

§9 Abs. 2 PromO

Die Arbeit hat bisher noch nicht zu Prüfungszwecken gedient.

Darmstadt, 20.01.2020

A. Brechtel

Zusammenfassung

Ein Teilgebiet der theoretischen Ökologie ist die Analyse der Stabilität von Meta-Nahrungsnetzen. Bei Meta-Nahrungsnetzen handelt es sich um Nahrungsnetze, die in einen räumlichen Kontext eingebettet sind. Ein Nahrungsnetz beschreibt die Räuber-Beute-Interaktionen der verschiedenen Spezies. Der räumliche Kontext ist durch ein Netzwerk von Habitaten gegeben, in dem sich die verschiedenen Spezies ausbreiten können. Ziel der Untersuchung ist es, die Stabilität von Meta-Nahrungsnetzen zu bewerten und Faktoren zu identifizieren, die sich positiv oder negativ auf die Stabilität eines gegebenen Systems auswirken.

Einen Ansatz für die lineare Stabilitätsanalyse komplexer, nichtlinearer dynamischer Systeme stellt die generalisierte Methode dar. Im Rahmen dieser wird ein System auf einen gegebenen Gleichgewichtszustand normiert. Dabei ist es nicht nötig die Interaktionsfunktionen des Systems explizit zu definieren, wodurch ungerechtfertigte Annahmen vermieden werden können. Es reicht die Abhängigkeiten der Interaktionen von den verschiedenen Populationen zu spezifizieren. Dadurch ist es möglich die Jacobi-Matrix eines Systems in Abhängigkeit von generalisierten Parametern zu bestimmen, die im Kontext von Meta-Nahrungsnetzen über klare biologische Interpretationen verfügen.

Betrachtet man ein homogenes Gleichgewicht eines dynamischen Systems, das in ein räumliches Netzwerk eingebettet ist, so ist es mit Hilfe des Master-Stability-Funktions-Ansatzes möglich das Eigenwertproblem der Jacobi-Matrix, das der linearen Stabilitätsanalyse des Gleichgewichts zugrunde liegt, in zwei Teile zu zerlegen. Der erste Teil ist das Eigenwertproblem der Laplace-Matrix des räumlichen Netzwerks. Der zweite Teil ist ein Eigenwertproblem, das von der lokalen Dynamik des Systems, der Art der räumlichen Kopplung und den Eigenwerten der räumlichen Laplace-Matrix abhängt. Durch diesen Ansatz können diffusionsgetriebene Instabilitäten in diskreten räumlichen Netzwerken in Analogie zu diffusionsgetriebenen Instabilitäten im kontinuierlichem Raum verstanden werden. Dabei haben Netzwerke ein komplexes Spektrum, das lokalisierte Moden enthält, die zu lokalisierten Mustern führen können.

In dieser Arbeit wird dies veranschaulicht, indem der Master-Stability-Funktions-Ansatz auf ein generalisiertes Meta-Nahrungsnetzmodell angewendet wird. Dabei zeigt sich die Abhängigkeit der Dynamik des Systems von der räumlichen Struktur. Im Rahmen von expliziten Simulationen zeigt sich, dass in einem gewissen Rahmen das Verhalten des Systems jenseits des betrachteten Gleichgewichts vorhergesagt werden kann. So können die Eigenvektoren der räumlichen Laplace-Matrix als Indikatoren für die auftretenden räumlichen Muster dienen. Dies ist sowohl bei stationären als auch bei raumzeitlichen Mustern der Fall.

Im nächsten Schritt wird das generalisierte Meta-Nahrungsnetzmodell um globale Spezies erweitert, die das gesamte räumliche Netzwerk als einzelnes großes Habitat wahrnehmen, in dem sie jagen können. Der Master-Stability-Funktions-Ansatz wird auf solche Systeme erweitert. Im Rahmen einer statistischen Untersuchung von breiten Klassen von Modellen zeigt sich, dass Systeme mit einem globalen Spitzenräuber stabiler sind, als Systeme mit einem lokalen Spitzenräuber. Globale Spitzenräuber können das System stabilisieren, wenn sie über eine Vielzahl von Beutespezies verfügen. Damit Spitzenräuber ihren stabilisierenden Einfluss voll entfalten können, ist es nötig, dass diese sich frei in ihrem Einzugsgebiet bewegen können. Die Erkenntnisse, die für homogene Systeme mit Hilfe des Master-Stability-Funktions-Ansatzes gewonnen werden konnten, wurden durch entsprechende Analysen von kleineren heterogenen Systemen untermauert.

Im letzten Teil der Arbeit wird eine Methode vorgestellt, die strukturelle Informationen über ein System ausnutzt, um aus den Korrelationen fluktuierender Zeitreihen die Jacobi-Matrix zu rekonstruieren. Durch die Zuhilfenahme struktureller Informationen soll die Menge der für die Rekonstruktion benötigten Daten reduziert werden, die bei korrelationsbasierten Ansätzen oft eine große Barriere in der Anwendung darstellt. Die vorgestellte Methode zur Rekonstruktion von Jacobi-Matrizen wird anhand von Zeitreihendaten getestet,

die aus verschiedenen expliziten Meta-Nahrungsnetzmodellen gewonnen worden sind, die um stochastische Fluktuationen ergänzt wurden. Im Rahmen dieser Untersuchung zeigt sich, dass der führende Eigenwert der rekonstruierten Jacobi-Matrix als Frühwarnsignal für einen bevorstehenden Stabilitätsübergang dienen kann. Ändert man in einem System, das sich in einem stabilen Gleichgewicht befindet, die Parameter auf eine Weise, sodass sich das System einer Bifurkation nähert, bei der das Gleichgewicht seine Stabilität verliert, dann nähert sich der Realteil des führenden Eigenwerts von unten der Null an. Der Nulldurchgang des Eigenwerts entspricht dabei dem Bifurkationspunkt. Die Tests zeigen eine gute Übereinstimmung zwischen den Eigenwerten der rekonstruierten Jacobi-Matrix und den Eigenwerten der Jacobi-Matrix des zugrunde liegenden deterministischen Modells. Dabei nimmt die Übereinstimmung in der Nähe der Bifurkation zu. Mit der vorgestellten Methode ist es also möglich eine hohe Genauigkeit zu erzielen, aber die Menge der dafür benötigten Daten ist weiterhin sehr groß.

Auch wenn die genannten Methoden in dieser Arbeit auf Meta-Nahrungsnetze angewendet werden, ist deren möglicher Einsatzbereich nicht auf die Ökologie begrenzt. Die gezeigten Methoden können allgemein als Werkzeug für die Analyse komplexer dynamischer Systeme dienen.

Abstract

One branch of theoretical ecology is the analysis of the stability of meta food webs. Meta food webs are food webs that are embedded in some kind of spatial context. A food web describes the predator prey interactions of the different species. The spatial context is given by a network of habitats in which the different species are able to disperse. The aim of the analysis is to identify factors that have a positive or negative impact on the stability of the system.

An approach to the linear stability analysis of complex nonlinear systems is the generalized method. Using this approach the system is normalized to a given equilibrium. This is done without the need to explicitly define the interaction functions, and therefore unwarranted assumptions can be avoided. It is sufficient to specify the dependencies of the interactions to the different populations. In this way it is possible to calculate the Jacobian of the system in dependance on generalized parameters that are directly interpretable in the biological context.

For homogeneous equilibria it is possible to use the master stability function approach to separate the eigenvalue problem of the Jacobian, that underlies the linear stability analysis, into two parts. The first part is the eigenvalue problem of the Laplacian of the spatial network. The second part is an eigenvalue problem that depends on the local dynamics, the type of spatial coupling and the eigenvalues of the spatial Laplacian. Using this approach it is possible to understand diffusion driven instabilities in spatial networks in analogy to diffusion driven instabilities in continuous space. However networks provide more complex spectra that can lead to localized patterns.

In this thesis we show this by applying the master stability function approach to a generalized meta food web model. Here, the dependance of the systems dynamics on the spatial structure becomes apparent. Explicit simulations suggest that the behavior of the system beyond the equilibrium can be predicted to some extend. The eigenvectors of the spatial Laplacian can be used as an indicator for occurring spatial patterns. This is the case for stationary patterns as well as for spatio-temporal patterns.

In the next step the generalized meta food web model is extended by global species that perceive the whole spatial network as a single habitat in which they are able to hunt. The master stability function approach is extended to accomodate this type of system. A statistical study of a broad class of model systems reveals that systems with a global top predator are more stable than systems with a local top predator. Global top predators stabilize the system if they prey on a large number of prey species. The stabilizing effect of top predators depends on their ability to roam freely. The results that were obtained using the master stability function approach for homogeneous systems were confirmed in smaller heterogeneous systems.

In the last part of this thesis a method for the reconstruction of the Jacobian is presented that uses some structural information of the system in addition to the correlations of stochastic time series data. The addition of structural information is aimed at reducing the amount of data that is needed for correlation based approaches and is a hindrance for many applications. To test the presented method for the reconstruction of the Jacobian matrices, explicit meta food web models with the addition of stochastic behavior are used to generate time series data. The tests show that the leading eigenvalue of the reconstructed Jacobian can be used as a early warning signal for forthcoming bifurcations. If the parameters of a system in a stable equilibrium are changed in such a way that the system is approaching a bifurcation leading to the loss of the equilibriums stability, the leading eigenvalue of the Jacobian approaches zero from below. The point where the eigenvalue crosses zero is the estimated bifurcation point. The tests show that the estimated eigenvalues are in good agreement with the analytically calculated ones of the underlying deterministic systems. The

level of agreement increases near the bifurcation. The presented method works with high precision but still requires a large amount of data.

Although the methods shown in this thesis are applied to meta food webs, their potential use is not limited to ecology. The presented methods can generally serve as tools for the analysis of complex dynamic systems.

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung	1
II. Grundlagen	9
1. Nahrungsnetze und deren Stabilität	10
2. Lineare Stabilitätsanalyse	14
3. Generalisierte Methode	16
3.1. Räuber-Beute-Modell	17
4. Nischenmodell	19
5. Zufällige geometrische Graphen	22
III. Master-Stability-Funktionen für diffusionsgetriebene Instabilitäten	25
6. Einleitung	27
7. Diffusion auf Netzen	29
8. Diffusionsgetriebene Instabilitäten im kontinuierlichen Raum	31
9. Diffusionsgetriebene Instabilitäten in Netzwerken	32
10. Meta-Nahrungsnetz-Modell	36
10.1. Herleitung des generalisierten Meta-Nahrungsnetzmodells	38
10.1.1. Normierung des Systems auf einen Fixpunkt und Definition der Skalenparameter	38
10.1.2. Berechnung der Ableitungen und Definition der Exponentenparameter	40
10.1.3. Diffusives Gleichgewicht in homogenen Zuständen	43
10.1.4. Struktur der Jacobi-Matrix und Berechnung der Eigenwerte	43
10.2. Parametrisierung des Modells	44
11. Diffusionsgetriebene Instabilitäten in Meta-Nahrungsnetzen	45
11.1. Stabilität kleiner Nahrungsnetze	46
11.1.1. Details für das in Abbildung 11.1 verwendete Modell	48
11.2. Stabilität größerer Nahrungsnetze	49
11.2.1. Details für das in Abbildung 11.2 verwendete Modell	49
11.3. Spektrum und lokalisierte Moden	52
11.4. Numerische Bestätigung und Verhalten im instabilen Bereich	55
11.4.1. Details für das in Abbildung 11.5 verwendete Modell	58
11.4.2. Details für das oszillierende System	62
12. Diskussion	64

IV. Der Einfluss globaler Spitzenräuber auf die Stabilität von Meta-Nahrungsnetzen	67
13. Einleitung	69
14. Modell	70
14.1. Generalisiertes Modell	71
14.1.1. Normierung des Modells auf einen Fixpunkt und Definition der Skalenparameter	72
14.1.2. Berechnung der Ableitungen und Definition der Exponentenparameter	76
14.1.3. Diffusives Gleichgewicht am homogenen Fixpunkt	80
14.1.4. Struktur der Jacobi-Matrix	80
14.2. Berechnung der Eigenwerte	81
14.3. Erzeugung des Meta-Nahrungsnetzes	85
14.4. Ensemblegrößen	88
15. Ergebnisse	89
15.1. Homogene Systeme	89
15.2. Heterogene Systeme	95
16. Diskussion	98
V. Schätzung der Eigenwerte der Jacobi-Matrix aus stochastischen Zeitreihen	101
17. Einleitung	103
18. Mathematischer Hintergrund	105
18.1. Herleitung der Jacobi-Matrix-Kovarianz-Beziehung	105
18.2. Rekonstruktion der Jacobi-Matrix	106
19. Anwendung auf ein Meta-Nahrungsnetzmodell	111
19.1. Explizite Realisierung eines generalisierten Modells	113
19.2. Explizite Modelle	115
19.2.1. Räuber-Beute-System auf sechs Habitaten	115
19.2.2. Größeres System	116
19.2.3. Modifiziertes Rosenzweig-MacArthur-Modell	116
19.3. Stochastisches System	118
20. Ergebnisse	121
21. Diskussion	128
VI. Diskussion	131
VII. Anhang	145
A. Zwei global gekoppelte Meta-Nahrungsnetze	146
A.1. Berechnung der Eigenwerte	152
B. Anhang zur Rekonstruktion von Jacobi-Matrizen	154
B.1. Vektorisierung von Matrixprodukten	154
B.2. Pseudoinverse eines überbestimmten Gleichungssystems	155

Teil I.

Einleitung

Einleitung

Eine wichtige Aufgabe der theoretischen Ökologie ist es die Stabilität von Nahrungsnetzen zu untersuchen und besser zu verstehen, welche Faktoren dabei einen Einfluss haben [39, 51, 62, 73]. Dieser Zugang dient der Beantwortung einer der Kernfragen der Ökologie: Wie kann eine so große Biodiversität zustande kommen beziehungsweise wie können so viele Arten koexistieren [49]. Ein wesentliches Werkzeug für die Untersuchung der Stabilität von Nahrungsnetzen stellen mathematische Modelle dar, mit denen komplexe dynamische Systeme untersucht werden können [62]. Dabei sind nicht nur die Interaktionen der verschiedenen Spezies von Bedeutung, sondern es spielt auch der räumliche Kontext, in dem diese Interaktionen stattfinden, eine wichtige Rolle [95].

Den frühen Vorstellungen, dass Komplexität die Stabilität von Nahrungsnetzen begünstigt, steht Mays mathematisches Argument entgegen, welches besagt, dass komplexere Nahrungsnetze weniger stabil sein müssten [70]. Im Laufe der Jahre wurde eine wachsende Zahl von Hypothesen in Bezug auf die Stabilität von Nahrungsnetzen diskutiert. Ein Beispiel ist der stabilisierende Effekt schwacher Links [72, 73], wobei es andere Hinweise gibt, die auf einen potentiell destabilisierenden Effekt eben dieser hindeuten [39, 50]. Außerdem werden der allometrischen Skalierung [18, 51], nicht-trophischen Interaktionen [60] und bestimmten Nahrungsnetzmotiven [3, 11, 39, 80] stabilisierende Effekte zugeschrieben. Störungen können nicht nur direkt zum Verlust von Spezies beigetragen, sondern auch die betroffenen Systeme fragiler hinterlassen. Die Auswirkungen zukünftiger Störungen können also im Vergleich potentiell noch größere Auswirkungen haben, die zu weiteren, möglicherweise noch größeren Verlusten führen [118, 126].

Die Struktur der Interaktion verschiedener Spezies in einem Ökosystem kann mit Hilfe von Netzwerken beschrieben werden. Zum einen können die Fressbeziehungen der verschiedenen Spezies untereinander als gerichtete Kanten in einem Nahrungsnetz aufgefasst werden, wobei die einzelnen Spezies die Knoten des Netzes darstellen. Außerdem können solche Nahrungsnetze auch in einem räumlichen Kontext eingebettet sein. Der räumliche Kontext kann als kontinuierlicher Raum, als regelmäßiges Gitter oder allgemeiner als räumliches Netzwerk modelliert werden. In einem solchen räumlichen Netzwerk repräsentieren die Knoten die verschiedenen Habitate beziehungsweise die räumlichen Patches, in denen sich die lokalen Interaktionen der eingebetteten Nahrungsnetze abspielen. Die Kanten des räumlichen Netzes stellen Verbindungen zwischen den verschiedenen Habitaten dar, über die sich die verschiedenen Spezies im räumlichen Netzwerk ausbreiten können. Die Ausbreitung verschiedener Spezies wird als Dispersion bezeichnet und auch teilweise mit saisonalen Tierwanderungen unter dem Begriff der Migration zusammengefasst. Diese räumlich strukturierten Nahrungsnetze werden als Meta-Nahrungsnetze bezeichnet.

Mathematische Modelle haben Jahre lang einen Fokus auf klassische Meta-Populationsmodelle [43, 113], die Biogeographie von Inseln [67] und die Ökologie der Bewegung von Populationen gelegt [79]. Dennoch sind explizite Untersuchungen der Dynamik von großen Meta-Nahrungsnetzen erst in den letzten 10 bis 20 Jahren aufgekommen [10, 15, 37, 41, 76, 90, 92, 98, 111]. Basierend auf früheren Untersuchungen [19, 64, 77, 100] und den aktuelleren Arbeiten von Pillai *et al.* [89, 90] kann man erwarten, dass komplexe räumliche Umgebungen zur Beständigkeit diverser Gemeinschaften beitragen, indem die Möglichkeiten für Generalisten zunehmen und schnelle Erholung von lokalen Störungen durch den Rescue-Effekt möglich wird. Vom Rescue-Effekt spricht man, wenn das Aussterben der lokalen Population einer Spezies durch Einwanderung von Individuen benachbarter Populationen der gleichen Spezies verhindert wird.

Frühe Meta-Populationsmodelle haben dabei nur eine einzelne Spezies betrachtet [64, 117, 126]. Diese Modelle wurden mit der Zeit für Meta-Gemeinschaften mit ähnlichen konkurrierenden Spezies erweitert. Ein Beispiel ist die Verbreitung verschiedener Gräser über verschiedene Gebiete von Grünflächen. Erst seit neuem werden Räuber-Beute-Interaktionen in diese Art von ökologischen Modellen eingeführt [10, 36, 76, 89, 90, 98].

Obwohl gezeigt wurde wie wichtig diese Multi-Layer-Interaktionen sind [37,91], schränkt die erhebliche Komplexität der resultierenden Modelle die Größe der Systeme auf wenige Spezies oder wenige räumliche Knoten ein.

Eine Möglichkeit die Dynamik in Meta-Nahrungsnetzen zu beschreiben stellen Systeme von Differentialgleichungen dar. Den Populationen der verschiedenen Spezies in den verschiedenen Habitaten werden dabei Verlust- und Wachstumsterme zugewiesen, welche die lokalen Interaktionen der Spezies im Nahrungsnetz sowie die Dispersions-Vorgänge im räumlichen Netz beschreiben. Wenn ein expliziter Satz von Differentialgleichungen vorliegt, können numerische Simulationen durchgeführt werden. Oft befinden sich natürliche Systeme aber in einer Art von Langzeitverhalten, bei dem sich ein Gleichgewicht eingestellt hat. Dabei ist es oft von großem Interesse Aussagen über die Stabilität eines solchen Gleichgewichts machen zu können, da es katastrophale Folgen haben kann, wenn ein System seinen Gleichgewichtszustand verlässt. Ein mathematisches Werkzeug für die Analyse der Stabilität von dynamischen Systemen ist die lineare Stabilitätsanalyse. Dabei wird das betrachtete System um den entsprechenden Fixpunkt linearisiert, um so zu berechnen wie das System auf kleine Störungen des Gleichgewichts reagiert. Kehrt ein System nach einer Störung in den Gleichgewichtszustand zurück, so ist dieser stabil. Verlässt das System dagegen das Gleichgewicht nach der Störung, so ist dieses instabil. Zentral ist bei der Linearisierung die Jacobi-Matrix, welche die Ableitungen der Interaktionsterme nach den Populationsgrößen am Gleichgewichtspunkt beinhaltet und die Antwort des Systems auf Störungen des Gleichgewichts beschreibt.

In der Realität ist es aber oft schwierig die verschiedenen Interaktionen klar zu charakterisieren. Um die Interaktionsterme für ein Modell zu finden, müssen daher oft schwer zu begründende Annahmen getroffen werden. Die Jacobi-Matrix eines Systems ist also in vielen Fällen nicht ohne weiteres zugänglich. Einen Ansatz, um dieses Problem zu umgehen, stellt die generalisierte Methode dar [38]. Im Rahmen der generalisierten Methode ist man nicht darauf angewiesen die Interaktionsterme explizit zu spezifizieren. Stattdessen reicht es aus die Abhängigkeiten der verschiedenen Interaktionen von den beteiligten Populationen zu bestimmen. Diese werden dabei durch Parameter charakterisiert, die sich direkt ökologisch interpretieren lassen. Dabei wird das System auf den Fixpunkt, der untersucht werden soll, normiert. Auf diese Weise lassen sich Jacobi-Matrizen mit einer realistischen Struktur konstruieren, die nur noch von diesen generalisierten Parametern abhängen. Dadurch kann man statistische Aussagen über Ensembles von Modellen treffen und somit allgemeine Faktoren identifizieren, die förderlich für die Stabilität eines Systems sind.

Reale Systeme sind oft Änderungen ausgesetzt und verweilen daher nicht unbegrenzt in demselben Zustand. In dynamischen Systemen können sich also die Parameter und dadurch auch das Langzeitverhalten ändern. Verändert man die Parameter eines dynamischen Systems auf eine Weise, dass sich die Stabilität der Gleichgewichte ändert, so spricht man von Bifurkationen. Solche Stabilitätsübergänge können in natürlichen Systemen verheerende Auswirkungen haben. Während der Übergang von einem Fixpunkt zu Oszillationen mit niedriger Amplitude recht harmlos ist, kann eine Bifurkation in einem ökologischem System zum Beispiel dazu führen, dass eine komplette Spezies ausstirbt oder gar das gesamte System kollabiert. Die Folgen sind dann oft irreversibel.

In räumlichen Systemen können Bifurkationen zu Musterbildung führen. In Reaktions-Diffusions-Systemen im kontinuierlichen Raum sind diffusionsgetriebene Instabilitäten ein gut verstandenes Phänomen, das erstmals von Turing [119] und später unabhängig von Gierer und Meinhard [33] entdeckt wurde. Bei einer diffusionsgetriebenen Instabilität verliert ein homogener Zustand beim Überschreiten kritischer Parameterwerte durch eine Bifurkation seine Stabilität, wodurch sich ein inhomogener Zustand einstellt. Bei einer Turing-Bifurkation bilden sich dann stationäre räumliche Muster. Wenn sich dagegen raumzeitliche Muster entwickeln, die sich wellenartig ausbreiten, spricht man von Wave-Instabilitäten.

Beispiele von musterbildenden Instabilitäten auf Netzwerken wurden von Nakao und Mikhailov [78] und später Fernandes und de Aguiar [30] untersucht. In den untersuchten Systemen breiten sich die Individuen verschiedener Spezies durch Random Walks auf dem Netzwerk diffusiv aus. Reaktionen beziehungsweise Interaktionen zwischen den Spezies führen dann zu diffusionsgetriebenen Instabilitäten, die dem Turing-Mechanismus entsprechen und zu Musterbildung führen.

Master-Stability-Funktionen für diffusionsgetriebene Instabilitäten

In Rahmen der vorliegenden Arbeit werden die Idee und der Formalismus von Nakao und Mikhailov [78] weiterentwickelt. Dafür wird eine analytische Theorie von diffusionsgetriebenen Instabilitäten in Netzwerken formuliert. Damit werden Systeme mit einer großen Zahl von nichtlinear interagierenden Spezies untersucht. Die untersuchten Systeme bestehen also aus zwei verschiedenen Arten von Netzwerken: zum einen das räumliche Netzwerk, auf dem sich die Spezies ausbreiten können und zum anderen das Netzwerk der lokalen Interaktionen zwischen den Spezies. Während sich die verschiedenen Spezies durch die Art ihrer Interaktionen unterscheiden, breiten sie sich mit potentiell unterschiedlichen Raten über das selbe räumliche Netzwerk aus.

Komplexe Netzwerke werden nicht nur in der theoretischen Ökologie als Modelle verwendet. Sie bilden auch einen mathematischen Rahmen, der verschiedene Gebiete im Bereich der komplexen Systeme, wie zum Beispiel nichtlineare Dynamik, Chaos, Datenanalysen, zellulären Automaten, Graphentheorie und Musterbildung, verbindet [81]. So wird in dieser Arbeit durch eine allgemeine Formulierung für diffusionsgetriebene Instabilitäten in Netzwerken eine Verbindung zwischen nichtlinearer Dynamik, Graphentheorie und Musterbildung hergestellt. Dabei wird die Analogie zwischen diffusionsgetriebenen Instabilitäten im kontinuierlichen Raum und diffusionsgetriebenen Instabilitäten in Netzwerken hergestellt. Der vorgestellte Ansatz ist dabei nicht auf reine Diffusion beschränkt und funktioniert auch bei komplexeren dichteabhängigen beziehungsweise adaptiven Arten der Ausbreitung. Dazu werden Master-Stability-Funktionen verwendet, die vor allem für die Stabilitätsanalyse von Grenzzyklen gekoppelter Oszillatoren verwendet werden [6, 87].

Der vorgestellte Formalismus wird im Rahmen dieser Arbeit auf Meta-Nahrungsnetze angewendet. Dazu wird die generalisierte Methode [38, 39] mit dem Master-Stability-Funktions-Ansatz kombiniert, um die Einflüsse der räumlichen Struktur auf die Stabilität des Systems von den Einflüssen der Dynamik zu trennen. Zudem wird mit Hilfe von Simulationen expliziter Meta-Nahrungsnetzmodelle das Verhalten abseits des Fixpunktes betrachtet. Dabei zeigt sich, dass im Fall von musterbildenden Instabilitäten das räumliche Muster mit Hilfe der Eigenvektoren der Laplace-Matrix des räumlichen Graphen in einem gewissen Rahmen vorhergesagt werden kann. Die meisten Eigenvektoren der Laplace-Matrizen der zufälligen geometrischen Graphen, die als Modell für die räumlichen Netze verwendet werden, sind dabei lokalisiert. Die Eigenvektoren haben also nur für eine geringe Zahl von Knoten in einem eingeschränkten Bereich des Graphen signifikante Einträge. Für das Meta-Nahrungsnetz bedeutet dies, dass sich solche Instabilitäten nur in einer bestimmten Region des räumlichen Gebietes auswirken.

Der Einfluss globaler Spitzenräuber auf die Stabilität

Durch den Master-Stability-Funktions-Ansatz wurde eine Methode gefunden, mit der es möglich ist den Einfluss des Raums auf die Stabilität von Meta-Nahrungsnetzen besser zu verstehen. Als nächstes soll der Einfluss, den Spitzenräuber auf die Stabilität von Nahrungsnetzen haben, untersucht werden. Habitatverlust, Übernutzung und zahlreiche andere Stressfaktoren haben zu einem globalen Verlust von Spitzenräubern geführt [109]. Zum Beispiel sind auf den Britischen Inseln alle großen Spitzenräuber wie der Wolf, der Bär und der Luchs ausgestorben. In Nahrungsnetzen haben aber besonders Spitzenräuber eine wichtige Funktion. Sie kontrollieren unter anderem die Populationen ihrer Beutespezies. Der Einfluss von Spitzenräubern ist dabei größer, als es der geringe Anteil der Spitzenräuber an der Gesamtbiomasse des Nahrungsnetzes vermuten ließe [17, 39, 86, 97]. Der Verlust der großen Spitzenräuber hinterlässt das System anfälliger für zukünftige Störungen.

Ein wichtiger Faktor, der zur Rolle von Spitzenräubern beiträgt, ist die räumliche Natur ökologischer Systeme. Spitzenräuber sind in der Regel große, sehr mobile Spezies und verfügen über große Einzugsgebiete, die sie benötigen, um ihren Nahrungsbedarf zu decken. Dabei haben sie oft eine ganz andere Perspektive als andere Spezies. Während eine Landschaft aus der Sicht einer Maus wie ein komplexes Netzwerk von verschiedenen Habitaten erscheint, sieht ein darüber kreisender Adler nur ein einzelnes großes Habitat. Die andere Perspektive des Spitzenräubers auf die Landschaft ist interessant, weil der Spitzenräuber so die Biomassenflüsse in

den verschiedenen Habitaten verbinden und auf diese Weise lange Schleifen in Nahrungsnetzen schließen kann.

Im Rahmen dieser Arbeit wird ein generalisiertes Modell für Meta-Nahrungsnetze konstruiert, die über globale Räuber verfügen, die das gesamte räumliche Netzwerk als einzelnes großes Habitat wahrnehmen, in dem sie jagen können. Für die lineare Stabilitätsanalyse homogener Fixpunkte dieses Modells wird der Master-Stability-Funktions-Ansatz für Systeme mit globalen Spezies verallgemeinert. Mit Hilfe des formulierten Modells wird dann für verschiedene Klassen von Systemen der Anteil der stabilen Netze in entsprechenden Ensembles berechnet. Dabei werden verschiedene Konfigurationen von Meta-Nahrungsnetzen mit und ohne globalem Spitzenräuber verglichen. Die Ergebnisse, die mit Hilfe von Master-Stability-Funktionen für homogene Systeme gewonnen wurden, werden anhand von kleineren heterogenen Systemen überprüft. Die gezeigten Ergebnisse legen nahe, dass die stabilisierende Funktion der Spitzenräuber nicht nur davon abhängt, dass sie über eine Vielzahl von Beutespezies verfügen, sondern auch davon, dass sie sich frei in ihrem Einzugsgebiet bewegen können.

Die Rekonstruktion von Jacobi-Matrizen aus stochastischen Zeitreihen

Mit Hilfe des Master-Stability-Funktions-Ansatzes und der entsprechenden Erweiterung für globale Spezies ist es möglich strukturelle Faktoren in zeitlich konstanten Systemen zu identifizieren, die einen Einfluss auf die Stabilität haben. Es ist aber nicht nur interessant, ein besseres Verständnis über die strukturellen Einflüsse auf die Stabilität eines Systems zu erlangen. Oft werden Systeme über einen längeren Zeitraum beobachtet. Wenn sich im Laufe der Zeit die Systemparameter ändern, dann kann der Zustand in dem sich das System befindet durch eine Bifurkation seine Stabilität verlieren. Das kann katastrophale und oft irreversible Folgen nach sich ziehen. Es ist also von besonderem Interesse Prognosen über die Zukunft des Systems machen zu können, um möglichst früh Anzeichen für einen eventuell bevorstehenden Verlust der Stabilität zu erkennen.

Ein Ansatz ist es, explizite mathematische Modelle zu formulieren, um mit diesen die zukünftige Entwicklung des Systems zu extrapolieren. In der Realität stehen aber oft keine Modelle zur Verfügung, die ausreichend genaue Ergebnisse liefern können. Einen Ansatz dafür stellen Methoden dar, welche die Korrelationen in den Zeitreihen des Systems analysieren, um so etwaige Stabilitätsübergänge vorherzusagen. Dazu werden Zeitreihen mit einer hohen zeitlichen Auflösung benötigt. Die modellbasierten und die korrelationsbasierten Ansätze für die Vorhersage kritischer Übergänge können als zwei extreme Strategien betrachtet werden. Modellbasierte Ansätze setzen strukturelles Wissen über das System voraus und verwenden reale Daten, um die Modellparameter zu fitten. Korrelationsbasierte Methoden benötigen dagegen kein strukturelles Wissen über das System, benötigen aber eine große Menge von Zeitreihendaten [23, 105].

Die hohen Anforderungen beider Ansätze sind oft Hinderungsgründe in der Anwendung. Eine Möglichkeit ist es, einen hybriden Ansatz zu formulieren, mit dem die einzelnen Anforderungen reduziert werden können. In vielen potentiellen Anwendungsgebieten sind einige Aspekte des Systems gut verstanden, weil verschiedene Variablen über physikalische Gesetze zusammenhängen oder logischen Einschränkungen unterliegen [105], während andere Aspekte weniger gut verstanden sind. Ein Mittelweg wäre es, die Menge der Daten, die für einen korrelationsbasierten Ansatz benötigt werden, durch das Einbringen struktureller Informationen zu reduzieren.

Einen Ansatz für Frühwarnsignale kritischer Übergänge bietet die lineare Stabilitätsanalyse [61, 93]. In dieser Arbeit wird eine Methode vorgestellt, mit der man die Jacobi-Matrix eines Systems rekonstruieren kann, indem man die Kovarianzmatrix einer verrauschten Zeitreihe berechnet und strukturelle Informationen ausnutzt, durch welche die Interaktionen der verschiedenen Populationen des Systems eingeschränkt werden. Der führende Eigenwert der rekonstruierten Jacobi-Matrix kann dann als Frühwarnsignal verwendet werden. Nähert sich dessen Realteil im Trend der Null, wenn sich die Systemparameter ändern, so steht dem System ein Stabilitätsübergang bevor. Der Punkt an dem der Nulldurchgang stattfindet ist dann der erwartete Bifurkationspunkt.

Um die vorgestellte Methode zu testen, wird diese auf Zeitreihen angewendet, die mit Hilfe von, um stochastische Fluktuationen erweiterten, expliziten Meta-Nahrungsnetzmodellen erzeugt worden sind. Dabei zeigt

sich eine gute Übereinstimmung zwischen den Eigenwerten der rekonstruierten Jacobi-Matrix und den Eigenwerten der Jacobi-Matrix des zugrundeliegenden deterministischen Systems. Die Genauigkeit nimmt in der Nähe einer bevorstehenden Bifurkation zu. Obwohl mit der Methode eine hohe Genauigkeit erreicht werden kann, ist die Menge der dafür benötigten Daten immer noch sehr groß.

Allgemein

Die in dieser Arbeit gezeigten Methoden basieren auf der linearen Stabilitätsanalyse, die ein wichtiges Werkzeug in der Analyse komplexer dynamischer Systeme ist und somit Anwendung in vielen Gebieten findet, die weit über die theoretische Ökologie hinaus gehen. In dieser Arbeit beschränken wir uns jedoch auf die biologische Anwendung und betrachten Modelle für Meta-Nahrungsnetze. Diese bieten einen hohen Grad an Komplexität. Die Dynamik von Meta-Nahrungsnetzen ist im Allgemeinen hochgradig nichtlinear und die Struktur der Verknüpfungen hat, wie wir sehen werden, einen großen Einfluss auf die Stabilität des Systems. Zentral für die lineare Stabilitätsanalyse ist die Jacobi-Matrix, die Informationen über alle Abhängigkeiten des Systems in der Nähe des betrachteten Gleichgewichts beinhaltet. Mit der generalisierten Methode sind wir in der Lage Jacobi-Matrizen für breite Klassen von ökologischen Modellen zu konstruieren. Der Master-Stability-Funktions-Ansatz ermöglicht es, die Jacobi-Matrix für homogene Systeme effektiv zu diagonalisieren, wodurch es möglich wird sehr große Systeme zu untersuchen. Und die Methode zur Rekonstruktion von Jacobi-Matrizen bietet einen direkten Zugang zur Jacobi-Matrix eines Systems aus den Zeitreihendaten unter Zuhilfenahme einiger struktureller Informationen. Diese Arbeit wendet also Methoden, die allgemein für die Analyse komplexer dynamischer Systeme zur Verfügung stehen, auf Meta-Nahrungsnetze an, um so die Stabilität dieser ökologischen Systeme zu untersuchen.

Aufbau der Arbeit

In Teil II werden einige Grundlagen rekapituliert, auf die dann in den folgenden Teilen zurückgegriffen wird. Zunächst werden Meta-Nahrungsnetzmodelle eingeführt. Zudem wird erläutert, wie mit Hilfe von Zufallsmatrixmethoden die Stabilität von Nahrungsnetzen untersucht werden kann. Dann wird der Ansatz der linearen Stabilitätsanalyse präsentiert, der dabei Anwendung findet. Im Anschluss wird die generalisierte Methode vorgestellt, die einen Ansatz bietet, die lineare Stabilitätsanalyse auf komplexe nichtlineare dynamische Systeme anzuwenden ohne dabei alle Interaktionsfunktionen explizit definieren zu müssen. Als Beispiel wird ein generalisiertes Modell für ein einfaches Räuber-Beute-System gezeigt. Im Anschluss werden das ökologische Nischenmodell und zufällige geometrische Graphen vorgestellt. Mit Hilfe des Nischenmodells werden in den folgenden Teilen dieser Arbeit Nahrungsnetze konstruiert, die dann in räumliche Netze eingebettet werden, die wiederum als zufällige geometrische Graphen modelliert werden.

In Teil III wird der Ansatz der Master-Stability-Funktionen für die Analyse von diffusionsgetriebenen Instabilitäten in Reaktions-Diffusionssystemen mit diskretem Raum vorgestellt. Dabei wird zunächst die Analogie zwischen der Diffusion im kontinuierlichen und im diskreten Raum herausgearbeitet. Dann werden diffusionsgetriebene Instabilitäten im kontinuierlichen Raum rekapituliert. Anschließend wird mit Hilfe des Master-Stability-Funktions-Ansatzes gezeigt, dass diffusionsgetriebene Instabilitäten im diskreten Raum sich ebenso elegant verstehen lassen wie im kontinuierlichen Raum. Dieser Ansatz wird auf ein generalisiertes Meta-Nahrungsnetzmodell angewendet. Dabei wird im Eigenwertproblem der Jacobi-Matrix, dass im Rahmen der linearen Stabilitätsanalyse gelöst werden muss, die Struktur des räumlichen Netzes von der Dynamik getrennt. Die Struktur des räumlichen Netzes geht dann nur noch über das Spektrum der entsprechenden Laplace-Matrix ein. Die Eigenvektoren der Laplace-Matrix können unter bestimmten Bedingungen als Indikator für räumliche Muster dienen. Dies wird anhand von expliziten Simulationen veranschaulicht. Der vorgestellte Ansatz ist nicht auf Diffusion beschränkt und lässt sich auch auf dichteabhängige beziehungsweise adaptive Formen der Dispersion anwenden.

In Teil IV wird der Master-Stability-Funktions-Ansatz für die Analyse von Meta-Nahrungsnetzen mit globalen Spezies erweitert, die das gesamte Netzwerk von Habitaten als einzelnes großes Habitat wahrnehmen, in dem diese jagen können. Dazu wird ein generalisiertes Modell eingeführt, in dem ein Meta-Nahrungsnetz um die besagten globalen Spezies erweitert wird. Für den Fall homogener Systeme wird dann gezeigt, dass eine Erweiterung des Master-Stability-Funktions-Ansatzes genutzt werden kann, um die Eigenwerte der Jacobi-Matrix zu berechnen. Mit Hilfe des zuvor formulierten generalisierten Modells werden dann Ensembles von Meta-Nahrungsnetzen erzeugt, die über einen globalen Spitzenräuber verfügen. Die Analyse dieser Ensembles offenbart, dass globale Spitzenräuber einen stabilisierenden Einfluss auf Meta-Nahrungsnetze haben, wenn sie über eine Vielzahl von Beutespezies verfügen. Die Ergebnisse des homogenen Modells werden dann durch die Analyse kleinerer heterogener Systeme bekräftigt.

In Teil V der Arbeit wird eine Methode vorgestellt, mit der die Jacobi-Matrix eines Systems aus einer Zeitreihe unter Zuhilfenahme von strukturellen Einschränkungen rekonstruiert werden kann. Zunächst wird die Herleitung der dafür verwendeten Beziehung zwischen der Jacobi-Matrix des Systems und der Kovarianz-Matrix der Zeitreihe rekapituliert. Dann wird die Methode zur Rekonstruktion der Jacobi-Matrix eingeführt. Diese wird dann auf ein Meta-Nahrungsnetzmodell angewendet. Zum einen wird aus einem generalisiertem Räuber-Beute-Modell auf sechs Habitaten, dessen Bifurkationen bekannt sind, ein explizites Modell abgeleitet. Außerdem wird ein größeres System mit vier Spezies auf 15 Habitaten betrachtet. Als Vergleich für das Räuber-Beute-System wird noch das Rosenzweig-MacArthur-Modell herangezogen, das um einen quadratischen Verlustterm des Räubers erweitert wurde und nicht aus einem generalisierten Modell abgeleitet worden ist. Mit Hilfe des Euler-Maruyama-Verfahrens werden aus den verschiedenen Modellen stochastische Zeitreihen erzeugt. Aus diesen werden die Jacobi-Matrizen der entsprechenden Systeme rekonstruiert und deren Eigenwerte berechnet. Der führende Eigenwert der rekonstruierten Jacobi-Matrix kann dabei verwendet werden, um die Stabilität des Systems zu beurteilen. Beobachtet man den Trend des führenden Eigenwerts unter Variation der Parameter des Systems, kann dieser als Frühwarnsignal für bevorstehende Bifurkationen verwendet werden.

Zum Abschluss wird dann die gesamte Arbeit in einer alle Teile umfassenden Diskussion rekapituliert.

Teil II.

Grundlagen

1. Nahrungsnetze und deren Stabilität

In dieser Arbeit wird die Stabilität von Nahrungsnetzen diskutiert. Nahrungsnetze dienen als Modelle für die komplexen Räuber-Beute-Interaktionen verschiedener Spezies. Die Knoten eines Nahrungsnetzes repräsentieren dabei die verschiedenen Spezies und die gerichteten Kanten die Fressbeziehungen der Spezies untereinander. In einem Nahrungsnetz kann man zwischen basalen Spezies, die über keine eigene Beute verfügen, intermediären Spezies, die sowohl von Räubern gejagt werden als auch über Beute verfügen, und Spitzenräubern, die selbst keine Fressfeinde haben, unterscheiden. Die verschiedenen Spezies lassen sich dabei in trophische Ebenen einteilen, die deren Position im Nahrungsnetz widerspiegeln. Die basalen Spezies befinden sich dabei in der ersten trophischen Ebene, die intermediären Spezies in den mittleren trophischen Ebenen und die Spitzenräuber in den oberen trophischen Ebenen. In Abbildung 1.1 wird ein Beispiel für ein Nahrungsnetz gezeigt, das an die Antarktis angelehnt ist.

Die Konnektivität C ist ein Maß für den Grad der Verknüpfungen in einem Nahrungsnetz. Verfügt ein Nahrungsnetz über S Spezies und L Links, also Fressbeziehungen zwischen den Spezies, dann ist Konnektivität das Verhältnis der realisierten zu den insgesamt möglichen Links. Wenn alle Spezies miteinander und auch mit sich selbst verbunden sein können, gilt $C = \frac{L}{S^2}$. Wird Kannibalismus, also Links von Spezies mit sich selbst, ausgeschlossen, dann gilt $C = \frac{L}{S(S-1)}$.

Später werden Nahrungsnetze in einen räumlichen Kontext einbettet und somit sogenannte Meta-Nahrungsnetze betrachtet. Dabei kann ein kontinuierlicher Raum ebenso wie ein diskretes Netzwerk von Habitaten, zwischen denen sich die verschiedenen Spezies ausbreiten können, als räumliche Struktur dienen. Die Ausbreitung der verschiedenen Spezies im Raum wird auch als Dispersion bezeichnet.

Ein Nahrungsnetz stellt zunächst nur eine statische Repräsentation der Fressbeziehungen zwischen den Spezies dar. Um die Stabilität von Nahrungsnetzen zu untersuchen, werden aber dynamische Modelle benötigt, mit denen die zeitliche Entwicklung der Nahrungsnetze beschrieben werden kann. Typischerweise können hierfür Systeme von Differentialgleichungen verwendet werden. In einem Meta-Nahrungsnetz wird üblicherweise jeder Spezies eine Populationsgröße in jedem Habitat zugeordnet, in der diese vorkommt. Die Gleichungen beschreiben dann die zeitliche Änderung der Populationsgrößen über Wachstums- und Verlustterme. Wir betrachten beispielsweise ein Meta-Nahrungsnetz mit S Spezies, die sich auf N räumlichen Habitaten befinden. Die Populationsgröße von Spezies $i = 1, \dots, S$ auf Habitat $k = 1, \dots, N$ bezeichnen wir als X_i^k . Der Vektor $\mathbf{X}^k = (X_1^k, \dots, X_S^k)$ enthält alle Populationsgrößen in Habitat k . Ein recht allgemeiner Satz von Differentialgleichungen für die Dynamik des Systems ist dann gegeben durch:

$$\dot{X}_i^k = \underbrace{G_i(X_i^k)}_{\text{Intrinsisches Wachstum}} - \underbrace{M_i(X_i^k)}_{\text{Intrinsische Verluste}} + \underbrace{\varepsilon_i F_i(\mathbf{X}^k)}_{\text{Wachstum durch Jagd}} - \underbrace{D(\mathbf{X}^k)}_{\text{Verlust durch Jagd}} + \underbrace{\sum_{l \in \mathcal{N}(k)} E^{kl}(\mathbf{X}^k, \mathbf{X}^l) - E^{lk}(\mathbf{X}^{lk}, \mathbf{X}^{kl})}_{\text{Wachstum bzw. Verlust durch Dispersion}}, \quad (1.1)$$

wobei die Summe über die Nachbarhabitate $\mathcal{N}(k)$ von Habitat k gebildet wird. Im Verlauf dieser Arbeit werden wir unter anderem Modelle dieser Art betrachten.

Mathematische Nahrungsnetzmodelle wie das oben beschriebene werden als vereinfachte Beschreibung realer Systeme genutzt, um ökologische Phänomene formal beschreiben und untersuchen zu können. Von besonderem Interesse ist dabei die Frage, wie gut ein gegebenes Meta-Nahrungsnetz Störungen widerstehen kann. Dabei werden abhängig von der genauen Fragestellung verschiedene Kriterien verwendet, um die Stabilität des Systems zu bewerten [62]:

- **Asymptotische Stabilität** eines Gleichgewichts liegt vor, wenn das System nach einer Störung in das Gleichgewicht zurückkehrt. Die Störungen des Gleichgewichts sind gedämpft.
- Die **Resilienz** ist die Wiederkehrzeit des Systems in den Ausgangszustand nach einer Störung. Somit ist die Resilienz nur für asymptotisch stabile Gleichgewichte definiert.
- Die **Persistenz** ist der Anteil der koexistierenden Spezies nachdem sich ein neues Gleichgewicht im System eingestellt hat. Wenn alle Spezies in einem Gleichgewicht koexistieren ist die Persistenz gleich 1, sterben dagegen einige Spezies aus, so ist die Persistenz kleiner.
- **Strukturelle Stabilität** liegt vor, wenn kleine Änderungen der Systemparameter keinen qualitativen Einfluss auf das Langzeitverhalten des Systems haben. Wenn sich das System in einem Gleichgewicht befindet, in dem alle Spezies koexistieren, führt in einem strukturell stabilen System eine kleine Änderung der Systemparameter dazu, dass sich ein leicht anderer Fixpunkt einstellt, in dem weiterhin alle Spezies koexistieren. Es tritt also keine Bifurkation auf. Eine Bifurkation würde das Langzeitverhalten qualitativ ändern, wodurch sich beispielsweise ein Gleichgewicht, in dem nicht mehr alle Spezies koexistieren, oder eine Form von nicht-stationärem Verhalten einstellt.
- Die **temporale Stabilität** quantifiziert die Stabilität von Fluktuationen über die Zeit. Sie ist definiert als das Verhältnis des Mittelwerts zur Standardabweichung einer Variable. Es handelt sich also um den Kehrwert des Variationskoeffizienten.
- Die **Robustheit** bewertet den Widerstand eines Systems gegen den Verlust weiterer Spezies, nachdem eine Spezies entfernt wurde. Damit wird der Widerstand des Systems gegen Aussterbekaskaden beschrieben.
- Der **Widerstand gegen Invasionen** bewertet wie gut das System der Invasion neuer Spezies widerstehen kann.

Die in dieser Arbeit verwendeten Methoden basieren auf der Analyse der asymptotischen Stabilität von Fixpunkten. Die asymptotische Stabilität eines dynamischen Systems, so wie es zum Beispiel durch Gleichung (1.1) gegeben ist, kann durch die lineare Stabilitätsanalyse untersucht werden, die im nächsten Kapitel im Detail besprochen wird. Im Rahmen dieser wird das System um einen Gleichgewichtspunkt linearisiert, um so die Stabilität des Gleichgewichts zu untersuchen, wenn das System kleinen Störungen ausgesetzt wird.

Man kann die strukturelle Stabilität einer Klasse von Systemen quantifizieren, indem man den Anteil der Systeme in einem entsprechenden Ensemble bestimmt, die über einen stabilen Fixpunkt mit koexistierenden Spezies verfügen. Der Anteil der stabilen Systeme im Ensemble spiegelt dann die Wahrscheinlichkeit wieder, dass ein Fixpunkt dieser Art existiert. Diese Wahrscheinlichkeit hängt direkt mit dem Volumen im Parameterraum zusammen, indem ein entsprechender stabiler Fixpunkt existiert.

Zufallsmatrixmethoden stellen eine Möglichkeit dar, die Stabilität von Ensembles von Systemen zu untersuchen. Dabei werden zufällig Matrizen erzeugt, welche die Interaktionen in einem System in linearer Näherung beschreiben. Dadurch ist es möglich statistische Aussagen über die Stabilität bestimmter Klassen von Systemen zu treffen, anstatt nur einen einzelnen Satz von expliziten Gleichungen zu betrachten, der ein Modell spezifiziert.

Bereits im Jahr 1972 hat Robert May mit Hilfe einer Zufallsmatrixmethode den Zusammenhang zwischen der Größe und der Komplexität eines Systems und dessen Stabilität untersucht [70]. Dabei hat er eine Taylor-Entwicklung des Systems in der Nähe eines Fixpunktes durchgeführt:

$$\frac{dx}{dt} = Ax = (B - I)x. \quad (1.2)$$

Der Vektor x enthält die Störungen der Populationen um den Fixpunkt. Die Matrix A ist eine Interaktionsmatrix, die beschreibt, welchen Effekt die verschiedenen Spezies in der Nähe des Fixpunktes aufeinander haben. Im Rahmen der linearen Stabilitätsanalyse wird diese später auch als Jacobi-Matrix bezeichnet. In Mays Ansatz setzt sich diese Interaktionsmatrix aus einer Zufallsmatrix B und der Einheitsmatrix I zusammen. Durch die negative Einheitsmatrix wird eine Dämpfung der Störungen beschrieben, durch die die Zeitskala festgelegt wird. Die Matrix B beschreibt die Interaktionen der verschiedenen Spezies. Die Einträge von B können mit

gleicher Wahrscheinlichkeit positiv oder negativ sein. Sie stammen aus einer Wahrscheinlichkeitsverteilung mit dem Mittelwert 0 und dem quadratischen Mittel α . Die Konnektivität C geht in das Modell ein, indem die Stärken der durch die Interaktionsmatrix gegebenen Links mit einer Wahrscheinlichkeit von C aus der besagten Verteilung gezogen und sonst auf Null gesetzt werden. Im Grenzwert für eine große Anzahl von Spezies S erhält man die folgende Bedingung dafür, dass das System fast sicher stabil ist:

$$\alpha(SC)^{\frac{1}{2}} < 1. \quad (1.3)$$

Das würde bedeuten, dass große, dicht vernetzte Systeme instabil sein müssten. Das deckt sich jedoch nicht mit der empirischen Beobachtung. Nahrungsnetze in der Natur verfügen oft über eine große Zahl von Spezies und Fressbeziehungen. Eine Erklärung für diese Diskrepanz ist die Tatsache, dass in Mays Ansatz eine komplett zufällige Interaktionsmatrix verwendet wird. In realistischen Nahrungsnetzen verfügen die Interaktionen aber über eine gewisse Struktur.

Eine neuere Arbeit von Allesina und Tang [4] baut auf Mays Ansatz auf und betrachtet verschiedene Arten von Interaktionen. In dem Modell zeigt sich, dass Räuber-Beute-Interaktionen stabilisierend sind. Dagegen wirken sich Mutualismus und Konkurrenz, also Interaktionen die entweder beiden Partnern nutzen oder schaden, destabilisierend aus. Das Modell von May wurde von Gravel *et al.* [37] auf Meta-Nahrungsnetze erweitert. Dabei hat sich gezeigt, dass Dispersion einen stabilisierenden Effekt hat, wenn die verschiedenen Habitate ausreichend unkorreliert sind.

Gross *et al.* [39] haben einen anderen Ansatz gewählt, indem sie mit Hilfe der generalisierten Methode, die in Kapitel 3 erläutert wird, Jacobi-Matrizen erzeugt haben, deren Struktur besser zu der realistischer Systeme passt. Dadurch konnten verschiedene Faktoren identifiziert werden, die zur Stabilität von Nahrungsnetzen beitragen. Nahrungsnetze sind demzufolge stabiler, wenn die Spezies in den hohen trophischen Ebenen über mehrere Beutespezies verfügen und die Spezies in intermediären trophischen Ebenen von mehreren Räubern gefressen werden.

Das zeigt, dass es nötig ist, die Struktur der Nahrungsnetze im Detail zu betrachten, um stabilisierende Faktoren zu identifizieren. In Meta-Nahrungsnetzen ist neben der Struktur der Fressbeziehungen auch die Struktur des Raums von Bedeutung, in den das Nahrungsnetz eingebettet ist. In Teil III dieser Arbeit wird ein Ansatz vorgestellt, mit dem die räumliche Komponente in der Stabilitätsanalyse von der Dynamik des Nahrungsnetzes getrennt werden kann. Auf diese Weise ist es möglich, zwischen den räumlichen und lokalen Einflüssen auf die Stabilität zu unterscheiden. In Teil IV dieser Arbeit wird dieser Ansatz dann auf Systeme erweitert, in denen es globale Spezies gibt, die das gesamte räumliche Netzwerk als ein einziges großes Habitat wahrnehmen, in dem sie jagen können. Mit diesem Ansatz wird gezeigt, dass globale Spitzenräuber einen stabilisierenden Einfluss auf Meta-Nahrungsnetze haben können, wenn sie über mehrere Beutespezies verfügen.

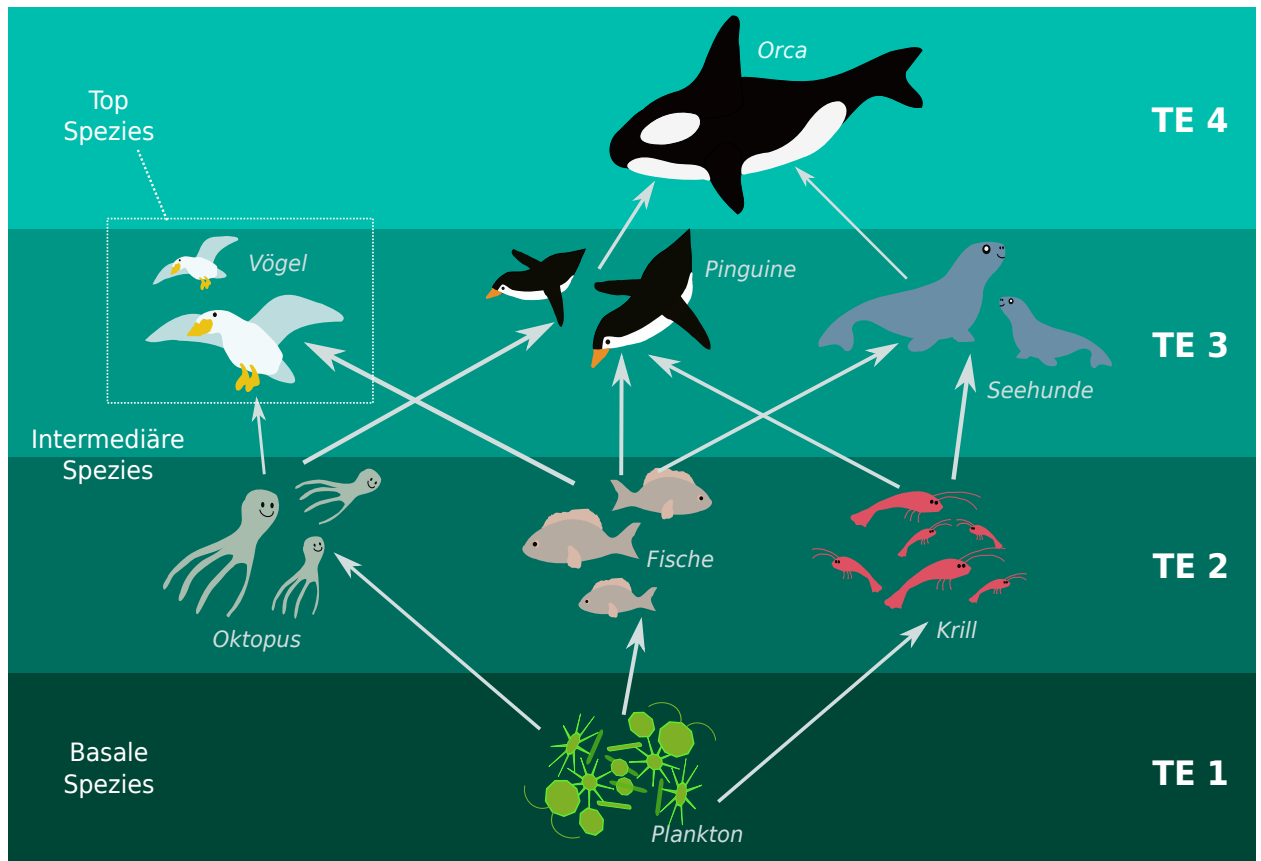


Abbildung 1.1.: Darstellung eines Nahrungsnetzes. Dargestellt sind verschiedene Spezies, die über Fressbeziehungen verbunden sind. Die Pfeile zeigen dabei in Richtung des Biomassenflusses, also von der Beute zum Räuber. Gekennzeichnet sind die trophischen Ebenen der verschiedenen Spezies. In der ersten trophischen Ebene (TE1) befinden sich das Plankton, das als basale Spezies im Netz über keine Beute verfügt. Alle Spezies der zweiten trophischen Ebene (TE2) konsumieren Plankton. Die Spezies aus der dritten trophischen Ebene (TE3) fressen wiederum die Spezies aus der zweiten Ebene. Der Orca frisst als einzige Spezies der vierten trophischen Ebene (TE4) aus der dritten Ebene. Da weder Orca noch Vögel selbst gejagt werden, sind diese die Top-Spezies oder Spitzenräuber des Netzes. Alle Spezies in den mittleren Ebenen, die sowohl über Beute verfügen als auch von Räubern gejagt werden, werden als intermediäre Spezies bezeichnet. Die Abbildung wurde von Michaela Hamm erstellt und für diese Arbeit bereit gestellt.

2. Lineare Stabilitätsanalyse

Die Stabilität von Fixpunkten kann mit Hilfe der linearen Stabilitätsanalyse untersucht werden. Dabei wird das System um den Fixpunkt linearisiert. So erhält man die Jacobi-Matrix, welche die Antwort des Systems auf kleine Störungen um den Fixpunkt beschreibt. Mit den Eigenwerten der Jacobi-Matrix lässt sich dann die Stabilität des Fixpunktes bestimmen. Dieser Abschnitt basiert auf den mathematischen Grundlagen in Barter *et al.* (2019) und dem Skript zur Vorlesung über komplexe dynamische Systeme von Professor Drossel.

Wir betrachten ein dynamisches System, das durch ein System gewöhnlicher Differentialgleichungen gegeben ist, welche die zeitliche Entwicklung der Variablen $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_N)^T$ in Abhängigkeit eines Parametersatzes \mathbf{p} definieren:

$$\dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x}, \mathbf{p}) . \quad (2.1)$$

Befindet sich das System in einem Fixpunkt $\mathbf{x}^*(\mathbf{p})$, so kommt die Dynamik zum Erliegen:

$$f(\mathbf{x}^*, \mathbf{p}) = 0 . \quad (2.2)$$

Ansatz der linearen Stabilitätsanalyse ist es, die Antwort des Systems auf eine Störung $\delta \mathbf{x}$ in der Nähe eines Fixpunktes \mathbf{x}^* zu betrachten:

$$\mathbf{x}(t) = \mathbf{x}^* + \delta \mathbf{x}(t) , \quad (2.3)$$

$$\dot{\mathbf{x}}(t) = \delta \dot{\mathbf{x}}(t) = f(\mathbf{x}^* + \delta \mathbf{x}, \mathbf{p}) . \quad (2.4)$$

Daraus ergibt sich für die Zeitentwicklung der Störung in linearer Näherung das Differentialgleichungssystem:

$$\delta \dot{\mathbf{x}}_i \approx \sum_j \left. \frac{df_i}{dx_j} \right|_{\mathbf{x}^*} \delta x_j . \quad (2.5)$$

Die Antwort des Systems auf die kleinen Störungen kann dann also mit Hilfe der Jacobi-Matrix \mathbf{J} beschrieben werden. Deren Elemente sind gegeben durch:

$$J_{ij} = \left. \frac{df_i}{dx_j} \right|_{\mathbf{x}^*} . \quad (2.6)$$

Mit der Jacobi-Matrix kann Gleichung (2.4) als Matrixgleichung geschrieben werden:

$$\delta \dot{\mathbf{x}} = \mathbf{J} \delta \mathbf{x} . \quad (2.7)$$

Lösungen lassen sich mit Hilfe des Eigenwertproblems der Jacobi-Matrix finden:

$$\mathbf{J} \mathbf{v} = \lambda \mathbf{v} . \quad (2.8)$$

Damit ergibt sich für die Zeitentwicklung der Störung eine Lösung der Form:

$$\delta \mathbf{x} = \sum_k c_k e^{\lambda_k t} \mathbf{v}_k , \quad (2.9)$$

wobei die Summe über alle Paare von Eigenwerten λ_k und Eigenvektoren \mathbf{v}_k der Jacobi-Matrix gebildet wird. Dabei sind c_k konstante Koeffizienten. Wenn der Realteil aller Eigenwerte λ_k kleiner als Null ist, handelt es sich um einen stabilen Fixpunkt. Kleine Störungen um den Fixpunkt klingen dann exponentiell ab. Gibt

es allerdings ein λ_k mit positivem Realteil, so wachsen Störungen um den Fixpunkt in der entsprechenden Eigenrichtung exponentiell an.

Eine kontinuierliche Änderung der Parameter \mathbf{p} verursacht im Allgemeinen eine kontinuierliche Änderung der Eigenwerte. Wenn in einem stabilen System durch eine solche Änderung der Parameter einer oder mehrere Realteile der Eigenwerte positiv werden, tritt eine Bifurkation auf und das Verhalten des Systems erfährt eine qualitative Änderung.

Da die Jacobi-Matrix reell ist, sind deren Eigenwerte entweder reell oder es bilden sich komplex konjugierte Paare. Daher kann man zwei fundamentale Arten von Bifurkationen unterscheiden. Bei sattelknotenartigen Bifurkationen wird ein einzelner reeller Eigenwert durch einen Nulldurchgang positiv. Typische Beispiele hierfür sind neben der Sattel-Knoten-Bifurkation die Heugabel-Bifurkation und die transkritische Bifurkation. Durch diese Bifurkationen ändert sich entweder die Anzahl der Fixpunkte des Systems oder die Fixpunkte tauschen ihre Stabilitätseigenschaften.

Bei einer Hopf-Bifurkation erfährt der Realteil eines Paares von komplex konjugierten Eigenwerten einen Nulldurchgang. Diese Bifurkation wird im Allgemeinen mit Oszillationen, zumindest mit Oszillationen der Transienten, in Verbindung gebracht, wenn das System den Fixpunkt verlässt.

Beide Arten von Bifurkation können in verschiedenen Formen auftreten. Einige davon verursachen nur milde nicht-katastrophale Übergänge, wie zum Beispiel einen Übergang von stationärem Verhalten zu Oszillationen mit kleiner Amplitude. Andere können dagegen katastrophale und potentiell irreversible Änderungen bedeuten, wenn das System seinen Gleichgewichtspunkt verlässt. Die verschiedenen Arten von Bifurkationen können durch deren Normalformen unterschieden werden, in die auch Terme höherer Ordnung eingehen. Das wird an dieser Stelle aber nicht weiter vertieft.

In räumlich ausgedehnten Systemen, die auf einem kontinuierlichen Raum oder auf diskreten Netzwerken definiert sein können, treten die zwei fundamentalen Arten von Bifurkationen wiederum in zwei Ausprägungen auf. Eine Bifurkation kann entweder alle Punkte im Raum gleichermaßen betreffen oder es können sich räumlich inhomogene Muster ausbilden. Zur Unterscheidung werden die inhomogenen sattelknotenartigen Bifurkationen als Turing-Bifurkationen und die inhomogenen hopfartigen Bifurkationen als Wave-Instabilitäten bezeichnet.

3. Generalisierte Methode

Die generalisierte Methode ist ein Ansatz für die lineare Stabilitätsanalyse komplexer nichtlinearer dynamischer Systeme [38]. Die Methode greift auf allgemeine Modelle zurück, deren Interaktionsterme nicht explizit definiert werden müssen. Dabei wird das System auf einen Fixpunkt normiert, der nicht explizit berechnet werden muss. Im Rahmen der linearen Stabilitätsanalyse wird die Jacobi-Matrix des Systems am betrachteten Fixpunkt berechnet. Diese hängt dann von einem Satz von Parametern ab, die im Fall von Nahrungsnetzen klare ökologische Interpretationen aufweisen. Auf diese Weise können Jacobi-Matrizen mit realistischer Struktur konstruiert werden. Dadurch können statistische Untersuchungen über Ensembles einer breiten Klasse von Modellen durchgeführt werden [38, 39]. In diesem Kapitel wird zunächst die Vorgehensweise der generalisierten Methode anhand eines einfachen Beispiels mit nur einer Population vorgeführt. Im Anschluss wird noch ein generalisiertes Modell für ein Räuber-Beute-System mit zwei Populationen vorgestellt.

Wir betrachten ein allgemeines System mit einer Population X , dem Wachstum G und dem Verlust L . Ohne weitere Details über den Wachstums- und Verlustprozess zu kennen wird das System über die folgende Gleichung modelliert:

$$\dot{X} = G(X) - L(X). \quad (3.1)$$

Dabei sind G und L nicht näher spezifizierte Funktionen. Es wird angenommen, dass das System den stationären Zustand X^* hat. Diese Annahme ist im Allgemeinen erfüllt, da Gleichung (3.1) in gewissem Sinne eine Menge möglicher plausibler Modelle darstellt, die auf den verfügbaren Informationen basiert. Für jeden gegebenen Zustand X^* kann in dieser Menge ein spezifisches Modell gefunden werden [58].

Es werden die normierten Variablen $x = \frac{X}{X^*}$ und die normierten Funktionen $g(x) = \frac{G(X)}{G(X^*)}$ und $l(x) = \frac{L(X)}{L(X^*)}$ eingeführt. Damit wird Gleichung (3.1) umgeschrieben als

$$\dot{x} = \alpha [g(x) - l(x)], \quad (3.2)$$

mit $\alpha = \frac{G^*}{X^*} = \frac{L^*}{X^*}$. Dabei bezeichnen $G^* = G(X^*)$ und $L^* = L(X^*)$ die Funktionswerte am Fixpunkt. Im normierten System ist der betrachtete stationäre Zustand $x^* = 1$. Die Stabilität des Systems wird mit Hilfe der linearen Stabilitätsanalyse bestimmt. Die Jacobi-Matrix des Systems ist:

$$\mathbf{P} = \alpha(\phi - \mu), \quad (3.3)$$

mit

$$\phi = \left. \frac{\partial}{\partial x} g(x) \right|_{x=1} = \left. \frac{\partial \log(G(X))}{\partial \log(X)} \right|_{X=X^*}, \quad \mu = \left. \frac{\partial}{\partial x} l(x) \right|_{x=1} = \left. \frac{\partial \log(L(X))}{\partial \log(X)} \right|_{X=X^*}. \quad (3.4)$$

Das System ist stabil, wenn der Eigenwert der Jacobi-Matrix negativ ist:

$$\alpha(\phi - \mu) < 0. \quad (3.5)$$

Der Vorteil dieser Darstellung der Jacobi-Matrix ist es, dass alle Parameter intuitive Interpretationen haben. Der Parameter α ist eine Umsatzrate und definiert die Zeitskala des Systems. Die Parameter ϕ und μ sind logarithmische Ableitungen. Logarithmische Ableitungen sind aus den Wirtschaftswissenschaften bekannt und werden auch als Elastizitäten bezeichnet. Sie haben vorteilhafte statistische Eigenschaften, die es erlauben,

diese aus verrauschten Zeitreihendaten zu schätzen [82]. Im Falle von Potenzgesetzen entsprechen die zugehörigen Elastizitäten dem Exponenten des Potenzgesetzes. Nimmt man zum Beispiel für die Verlustfunktion eine einfache Potenzfunktion $L(X) = aX^n$, so ist die logarithmische Ableitung:

$$\mu = \left. \frac{\partial \log(L(X))}{\partial \log(X)} \right|_{X=X^*} = \left. \frac{\partial (\log(a) + n \log(X))}{\partial \log(X)} \right|_{X=X^*} = n. \quad (3.6)$$

Das ist unabhängig vom Parameter a . Für lineare Verluste würde also zum Beispiel $\mu = 1$ und für quadratische Verluste entsprechend $\mu = 2$. Deswegen werden diese Parameter im Rahmen der generalisierten Methode auch als Exponentenparameter bezeichnet.

Das generalisierte Modell liefert analytischen Zugang zu einer Jacobi-Matrix, die eine breite Klasse von Systemen beschreibt. Zum Beispiel zeigt die Jacobi-Matrix für das kleine Beispielsystem, dass ein gegebener stationärer Zustand dann stabil ist, wenn die Elastizität des Verlustes größer ist als die des Wachstums (Gleichung (3.5)).

3.1. Räuber-Beute-Modell

In diesem Abschnitt betrachten wir ein generalisiertes Modell für ein einfaches Räuber-Beute-System. Die Population der Beute sei X_1 und die Population des Räubers sei X_2 . Das Wachstum der Beute ist durch die Primärproduktion G gegeben. Der Verlust der Beute setzt sich in diesem Modell aus dem intrinsischen Verlust M_1 und dem Verlust durch Jagd, der durch den Räuber verursacht wird, zusammen. Die funktionale Antwort F beschreibt, wie die Jagd von den Populationen der Beute und des Räubers abhängt. Der Räuber wächst durch Jagd, wobei das Wachstum des Räubers über die Effizienz $\varepsilon \in [0, 1]$ mit den Verlusten der Beute zusammenhängt. M_2 beschreibt die intrinsischen Verluste des Räubers. Die allgemeinen Gleichungen des Modells sind damit:

$$\dot{X}_1 = G(X_1) - F(X_1, X_2) - M_1(X_1), \quad (3.7)$$

$$\dot{X}_2 = \varepsilon F(X_1, X_2) - M_2(X_2). \quad (3.8)$$

Es wird wieder angenommen, dass ein Fixpunkt $\mathbf{X}^* = (X_1^*, X_2^*)^T$ existiert, auf den das System normiert wird:

$$x_1 = \frac{X_1}{X_1^*}, \quad x_2 = \frac{X_2}{X_2^*}, \quad (3.9)$$

$$g(x_1) = \frac{G(X_1)}{G(X_1^*)}, \quad f(x_1, x_2) = \frac{F(X_1, X_2)}{F(X_1^*, X_2^*)}, \quad (3.10)$$

$$m_1(x_1) = \frac{M_1(X_1)}{M_1(X_1^*)}, \quad m_2(x_2) = \frac{M_2(X_2)}{M_2(X_2^*)}. \quad (3.11)$$

Im Folgenden bezeichnen wir die Funktionswerte am Fixpunkt mit einem Asterisk, wie zum Beispiel für den Wert $F^* = F(X_1^*, X_2^*)$. Mit diesen Definitionen erhält man in die Gleichungen:

$$\dot{x}_1 = \frac{G^*}{X_1^*} g(x_1) - \frac{F^*}{X_1^*} f(x_1, x_2) - \frac{M_1^*}{X_1^*} m_1(x_1), \quad (3.12)$$

$$\dot{x}_2 = \frac{\varepsilon F^*}{X_2^*} f(x_1, x_2) - \frac{M_2^*}{X_2^*} m_2(x_2). \quad (3.13)$$

Am Fixpunkt gleichen sich die Wachstums- und Verlustterme gegenseitig aus und der Biomassenumsatz ist gegeben durch:

$$\alpha_1 = \frac{G^*}{X_1^*} = \frac{F^*}{X_1^*} + \frac{M_1^*}{X_1^*}, \quad (3.14)$$

$$\alpha_2 = \frac{\varepsilon F^*}{X_2^*} = \frac{M_2^*}{X_2^*}. \quad (3.15)$$

Da in diesem Beispiel für die Beute mehrere Verlustterme auftreten, werden weitere Skalenparameter benötigt, die angeben welcher Anteil des Biomassenverlustes auf Jagd (δ) und welcher Anteil auf intrinsische Verluste ($\tilde{\delta}$) zurückzuführen ist:

$$\delta = \frac{F^*}{\alpha_1 X_1^*}, \quad \tilde{\delta} = (1 - \delta) = \frac{M_1^*}{\alpha_1 X_1^*}. \quad (3.16)$$

Zusammengefasst ergeben sich die normierten Gleichungen des Modells:

$$\dot{x}_1 = \alpha_1 [g(x_1) - \delta f(x_1, x_2) - \tilde{\delta} m_1(x_1)], \quad (3.17)$$

$$\dot{x}_2 = \alpha_2 [\varepsilon f(x_1, x_2) - m_2(x_2)]. \quad (3.18)$$

Um die Jacobi-Matrix zu bestimmen, werden die Ableitungen der verschiedenen Funktionen am Fixpunkt benötigt. Diese werden durch die Exponentenparameter definiert:

$$\phi = \left. \frac{\partial g(x_1)}{\partial x_1} \right|_{x^*}, \quad \gamma = \left. \frac{\partial f(x_1, x_2)}{\partial x_1} \right|_{x^*}, \quad \mu_1 = \left. \frac{\partial m_1(x_1)}{\partial x_1} \right|_{x^*}, \quad (3.19)$$

$$\psi = \left. \frac{\partial f(x_1, x_2)}{\partial x_2} \right|_{x^*}, \quad \mu_2 = \left. \frac{\partial m_2(x_2)}{\partial x_2} \right|_{x^*}. \quad (3.20)$$

Die Jacobi-Matrix des Systems ist dann:

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} \alpha_1 & 0 \\ 0 & \alpha_2 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} \phi - \delta\gamma - \tilde{\delta}\mu_1 & -\delta\psi \\ \gamma & \psi - \mu_2 \end{pmatrix}. \quad (3.21)$$

Nun wollen wir noch an einem Beispiel betrachten, wie man die Intervalle bestimmen kann, die für die Exponentenparameter in Frage kommen. Betrachten wir zum Beispiel eine funktionelle Antwort vom Holling-Typ-2 [47], bei der sich die funktionelle Antwort für niedrige Beutepopulationen linear verhält aber sich für große Beutepopulationen eine Sättigung einstellt, da die Räuber nicht beliebig viel Beute konsumieren können:

$$F(X_1, X_2) = \frac{aX_1X_2}{1 + ahX_1} \quad \Rightarrow \quad f(x_1, x_2) = x_1x_2 \frac{1 + ahX_1^*}{1 + ahx_1X_1^*}. \quad (3.22)$$

Damit erhält man für die betreffenden Exponentenparameter:

$$\gamma = \frac{1}{1 + ahX_1^*}, \quad \psi = 1. \quad (3.23)$$

Da es sich um Populationsdichten handelt, gilt $X_1^* \geq 0$. Für $X_1^* = 0$ erhält man $\gamma = 1$ und für den Grenzwert großer Beutepopulationen gilt:

$$\lim_{X_1^* \rightarrow \infty} \frac{1}{1 + ahX_1^*} = 0. \quad (3.24)$$

Der Exponentenparameter befindet sich also für eine funktionelle Antwort vom Holling-Typ-2 im Intervall $\gamma \in [0, 1]$. Niedrige γ entsprechen gesättigten Räubern, während für große γ die Räuber sensibel auf die Beutedichte reagieren. In numerischen Untersuchungen können die Exponentenparameter dann zufällig aus Intervallen gezogen werden, wobei die Intervalle Klassen von Modellen entsprechen. Dadurch kann man statistische Untersuchungen der Stabilität eines Ensembles von Systemen durchführen. Dieses Vorgehen findet in Teil IV dieser Arbeit Anwendung und wird an gegebener Stelle genauer erklärt.

4. Nischenmodell

Das Nischenmodell [123] ist ein statisches Modell für Nahrungsnetze. Statische Nahrungsnetzmodelle beschreiben die Struktur der Beziehungen aller Spezies in einem bestimmten Areal. Dabei wird unter anderem der Zusammenhang zwischen der Anzahl der Spezies S und der Anzahl der Verbindungen zwischen den Spezies L betrachtet. Das Nischenmodell bildet die Fressbeziehungen zwischen den verschiedenen Spezies ab. Dabei werden wesentliche Eigenschaften natürlicher Nahrungsnetze, wie das Verhältnis von Spitzenräubern und die Länge der Nahrungsketten im Netzwerk erfolgreich reproduziert. In dieser Arbeit wird das Nischenmodell verwendet um Nahrungsnetze verschiedener Größe für die numerischen Untersuchungen zu generieren.

Im Nischenmodell wird jeder Spezies i ein zufälliger Nischenwert $n_i \in [0, 1]$ zugewiesen. Jeder Spezies wird außerdem ein Fressbereich r_i und ein Fresszentrum c_i zugewiesen. Der Fressbereich wird aus einer β -Verteilung gezogen:

$$r_i = \left[1 - (1 - x)^{\frac{2C}{1-2C}} \right] \cdot n_i, \quad (4.1)$$

mit einer Zufallszahl $x \in [0, 1]$, und mit der Konnektivität C des Nahrungsnetzes.

Das Fresszentrum c_i wird zufällig aus dem Intervall $[\frac{r_i}{2}, n - \frac{r_i}{2}]$ gewählt. Dabei ist eine Spezies $j \neq i$ eine Beute von Spezies i , wenn deren Nischenwert n_j im Intervall $[c_i - r_i/2, c_i + r_i/2]$ liegt. Alle Spezies ohne Beute sind Primärproduzenten.

Für die in dieser Arbeit verwendeten Modelle ist es nicht nur von Bedeutung, ob eine Fressbeziehung zwischen zwei Spezies existiert, sondern auch, wie stark diese Beziehung im Verhältnis ist. Dafür erweitern wir das Nischenmodell. Jeder Beutespezies wird ein relativer Beitrag zur Diät ihrer Räuber zugewiesen. Diese Beiträge sind die Einträge der gewichteten Adjazenzmatrix des generierten Netzes. Zunächst werden für die Links zwischen Räuber i und Beute j die Gewichte s_{ij} aus einer Normalverteilung gezogen. Um negative Gewichte zu vermeiden wird dabei der Absolutbetrag verwendet. Die Gewichte werden normiert, damit sich die relativen Beiträge und somit die Zeilen der gewichteten Adjazenzmatrix zu 1 aufsummieren:

$$A_{ij} = \frac{s_{ij}}{\sum_n s_{in}}. \quad (4.2)$$

Das bedeutet, dass sich die Diät der Räuber zu den entsprechenden Anteilen aus den Verschiedenen Beuten zusammensetzt.

In Abbildung 4.1 wird ein Beispiel für ein Nischennetz gezeigt. Die Nischenwerte sind auf einer Achse zusammen mit den Fressintervallen der Räuber aufgetragen. Die Parameter des Beispielnetzes sind in Tabelle 4.1 aufgelistet. Für das dargestellte Netz ist ein beispielhafter Satz von Gewichten für die Links zusammen mit den resultierenden Einträgen der Adjazenzmatrix in Tabelle 4.2 gegeben. Die gewichtete Adjazenzmatrix des gezeigten Netzes ist damit:

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.85 & 0.15 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{2}{3} & \frac{1}{3} & 0 \end{pmatrix}. \quad (4.3)$$

In Abbildung 4.2 wird das gegebene Nischennetz mit den angegebenen Gewichten und Einträgen der Adjazenzmatrix gezeigt.

In Rahmen dieser Arbeit wird der Nischenwert einer Spezies oft mit der Körpergröße beziehungsweise der Körpermasse korreliert:

$$m_i \sim 10^{a \cdot n_i} . \quad (4.4)$$

Diese Annahme beruht darauf, dass viele Eigenschaften der meisten Spezies stark mit der Körpermasse korreliert sind [122]. Dabei nehmen wir an, dass der Parameter a positiv ist und somit größere Spezies kleinere fressen. In den verwendeten Modellen wird eine allometrische Skalierung eingeführt, wodurch der Biomassenumsatz α_i des generalisierten Modells mit dem Nischenwert skaliert wird:

$$\alpha_i \sim 10^{b \cdot m_i} = 10^{a \cdot b \cdot n_i} = 10^{z \cdot n_i} . \quad (4.5)$$

Wird der Parameter b negativ gewählt und somit auch z negativ, so haben größere Spezies einen niedrigeren Biomassenumsatz. Deren Dynamik spielt sich also auf einer langsameren Zeitskala ab als die kleinerer Spezies. Frühere Untersuchungen haben gezeigt, dass sich allometrische Skalierung stabilisierend auf komplexe Nahrungsnetze auswirkt [18]. Allometrische Skalenbeziehungen können in der Natur über viele Größenordnungen hinweg beobachtet werden [44, 45].

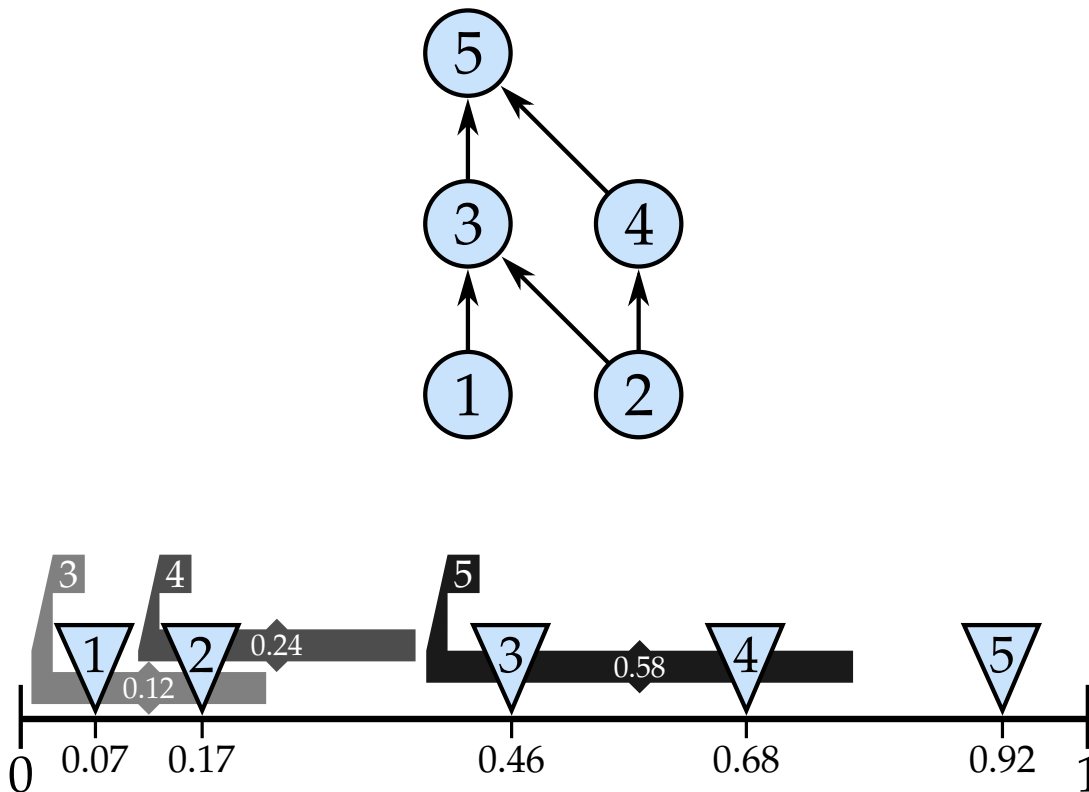


Abbildung 4.1.: Beispiel eines Nischennetzes. Die Pfeile zeigen in Richtung des Biomassenflusses. Unten werden die Nischenwerte zusammen mit den Fressintervallen der Räuber gezeigt. Spezies 1 und 2 sind die Primärproduzenten. In Tabelle 4.1 sind die Nischenwerte, Fresszentren und die Breite der Fressbereiche aufgelistet.

i	1	2	3	4	5
n_i	0.07	0.17	0.46	0.68	0.92
c_i	-	-	0.12	0.24	0.58
r_i	-	-	0.22	0.26	0.40

Tabelle 4.1.: Nischenwerte n_i , Fresszentren c_i und die Breite der Fressbereiche r_i für das Nahrungsnetz aus Abbildung 4.1.

(i, j)	(3, 1)	(3, 2)	(4, 2)	(5, 3)	(5, 4)
s_{ij}	1.7	0.3	1.2	0.8	0.4
A_{ij}	0.58	0.15	1	$\frac{2}{3}$	$\frac{1}{3}$

Tabelle 4.2.: Gewichte s_{ij} und relative Beiträge der Beuten zu den Diäten der Räuber A_{ij} für die verschiedenen Links (i, j) zwischen Räuber i und Beute j .

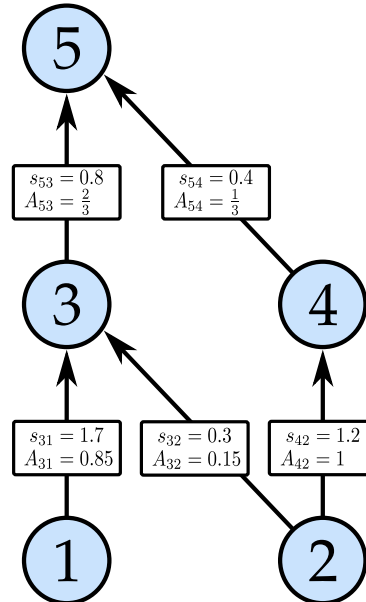


Abbildung 4.2.: Beispiel eines Nischennetzes. Die Pfeile zeigen in Richtung des Biomassenflusses. Unten werden die Nischenwerte zusammen mit den Fressintervallen der Räuber gezeigt. Spezies 1 und 2 sind die Primärproduzenten. In Tabelle 4.1 sind die Nischenwerte, Fresszentren und Fressbereiche aufgelistet.

5. Zufällige geometrische Graphen

Als Modell für räumliche Netze werden in dieser Arbeit an den meisten Stellen zufällige geometrische Graphen verwendet [24]. Diese werden nach der englischen Bezeichnung Random Geometric Graphs auch als RGGs abgekürzt. Zufällige geometrische Graphen werden erzeugt, indem zunächst eine vorgegebene Zahl von Knoten N mit einer Gleichverteilung zufällig in einem Einheitsquadrat verteilt werden. Zwei Knoten werden genau dann durch eine Kante verbunden, wenn deren Abstand voneinander kleiner als die Verbindungsreichweite R des Graphen ist. In Abbildung 5.1 (a) wird dies an einem Beispiel veranschaulicht.

Um Randeffekte zu vermeiden, also einen Unterschied zwischen Knoten am Rand und in der Mitte des Gebiets, können periodische Randbedingungen eingeführt werden. Die Verbindungen werden in diesem Fall periodisch über die Grenzen des Gebietes fortgesetzt. Dies wird in Abbildung 5.1 (b), (c) veranschaulicht.

Die Reichweite der Verbindungen kann mit der Zahl N der Knoten des Graphen skaliert werden, um Graphen verschiedener Größen mit gleichem mittleren Grad zu erhalten:

$$R = \frac{r}{\sqrt{N}}, \quad (5.1)$$

wobei der Parameter r die unskalierte Reichweite des RGG ist.

In der Regel wurden im Rahmen dieser Arbeit nur zusammenhängende Graphen ausgewählt. Das heißt, dass räumliche Graphen mit mehreren Zusammenhangskomponenten verworfen wurden.

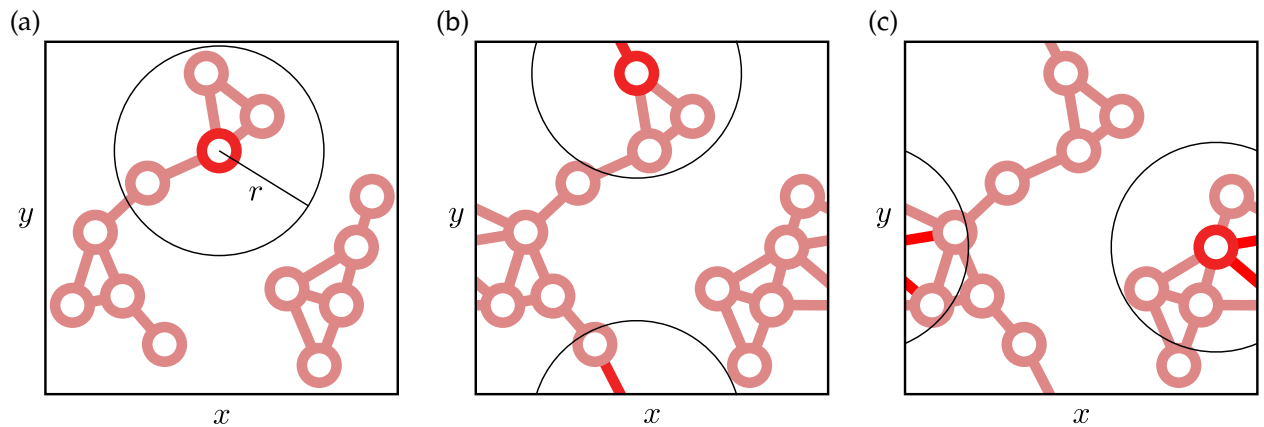


Abbildung 5.1.: (a) Beispiel für einen geometrischen Zufallsgraphen. Die Knoten sind zufällig in einem Gebiet verteilt. Für den hervorgehobenen Knoten ist die Verbindungsreichweite r eingezeichnet. Jeder Knoten ist mit allen anderen Knoten innerhalb der Reichweite verbunden. Es gibt zwei Zusammenhangskomponenten. (b) Der Beispielgraph verfügt im Gegensatz zu (a) nun über periodische Randbedingungen, das heißt die Verbindungen werden periodisch über die Grenzen des Gebiets fortgesetzt. Für den hervorgehobenen Knoten mit eingezeichneter Reichweite ist ein weiterer, ebenfalls hervorgehobener Link hinzugekommen. (c) Durch die zusätzlichen Verbindungen handelt es sich jetzt um einen zusammenhängenden Graphen. Hervorgehoben ist hier ein Knoten mit eingezeichneter Reichweite und seinen periodisch über den Rand fortgesetzten Links, welche die vormals separaten Komponenten verbinden.

Teil III.

Master-Stability-Funktionen für diffusionsgetriebene Instabilitäten

Master-Stability-Funktionen für diffusionsgetriebene Instabilitäten

In diesem Teil der vorliegenden Arbeit werden diffusionsgetriebene Instabilitäten und Musterbildung in Netzwerken auf Netzwerken betrachtet. Netzwerke auf Netzwerken sind eine bestimmte Art von Multilayer-Systemen, bei denen jede Ebene über die gleiche Topologie verfügt. Hier wird angenommen, dass Individuen sich über Random Walks in einer Ebene ausbreiten, während sie durch Interaktionen innerhalb einer Ebene oder zwischen mehreren Ebenen erzeugt oder vernichtet werden können. Indem wir einen Ansatz mit Hilfe einer Master-Stability-Funktion wählen, um die Stabilität des Systems zu analysieren, kann der Prozess, mit dem Musterbildung in Netzwerken stattfindet, analog zu der Musterbildung im kontinuierlichen Raum verstanden werden. Hierzu verwenden wir ein generalisiertes Modell für Meta-Nahrungsnetze. In diesem recht komplexen Modell wird die Ausbreitung verschiedener Spezies über ein räumliches Netzwerk von Habitaten und deren lokale Räuber-Beute-Interaktion innerhalb der Habitate beschrieben. Dabei zeigt sich die Abhängigkeit der Dynamik von der räumlichen Struktur des Systems. Die Möglichkeit, mit diesem Ansatz ein solch komplexes System zu verstehen, zeigt, dass es sich dabei um ein vielversprechendes Werkzeug für die Ökologie, aber auch andere Gebiete handelt. Die vorgestellte Methode ist dabei nicht nur auf einfache Diffusion, sondern auch auf komplexere Formen dichteabhängiger beziehungsweise adaptiver Dispersion anwendbar.

Dieser Teil der Arbeit basiert auf einer Kollaboration mit Philipp Gramlich, Daniel Ritterskamp, Barbara Drossel und Thilo Gross (Brechtel *et al.*, 2018 [15]). Barbara Drossel und Thilo Gross haben herausgearbeitet, wie die vorgestellte Methode und die damit gewonnen Erkenntnisse im Kontext zu anderen Forschungsfeldern stehen. Thilo Gross hat dabei den didaktischen Zusammenhang zwischen Diffusion im kontinuierlichen und diskreten Raum erarbeitet. Die Forschungsarbeit des Autors dieser Arbeit zu der Stabilität von Nahrungsnetzen auf räumlichen Gittern führte zu der initialen Idee, die Master-Stability-Funktion räumlicher Nahrungsnetze zu betrachten. Die gezeigte Herleitung der Master-Stability-Funktion für die betrachteten Systeme wurde von Barbara Drossel durchgeführt und von dem Autor dieser Arbeit in der gezeigten Form aufbereitet. Der Autor dieser Arbeit hat zudem das verwendete generalisierte Modell für Meta-Nahrungsnetze ausformuliert und die expliziten Simulationen der betrachteten Systeme jenseits derer Fixpunkte durchgeführt. Die Abbildungen 6.1, 11.1, 11.2, 11.3, 11.4 und 11.5 wurden der genannten Publikation entnommen und für die Verwendung an dieser Stelle bearbeitet oder in Anlehnung an diese neu erstellt. Abbildung 6.1 basiert auf dem Design von Thilo Gross und wurde von Daniel Ritterskamp in Zusammenarbeit mit dem Autor dieser Arbeit ausgearbeitet. Die Abbildung 11.1 wurden gemeinsam von Daniel Ritterskamp und dem Autor dieser Arbeit erstellt. Abbildung 11.2 wurde von Daniel Ritterskamp erstellt. Der Autor dieser Arbeit hat die Abbildungen 11.3, 11.4 und 11.5 und alle weiteren nicht explizit genannten Abbildungen erstellt. Philipp Gramlich hat die Grenzen der Eigenwerte bestimmt und durch numerische Tests die in den Abbildungen 11.1, 11.2 und 11.5 verwendeten Nahrungsnetze und Kopplungsmatrizen mit den geforderten Eigenschaften gefunden. Alle genannten Arbeitsschritte wurden zwischen allen an der Kollaboration beteiligten Autoren abgestimmt und diskutiert.

6. Einleitung

Eine Fragestellung der theoretischen Ökologie ist es, welche Auswirkung die räumliche Struktur eines Meta-Nahrungsnetzes auf dessen Stabilität hat. In diesem Teil der Arbeit stellen wir einen Ansatz vor, mit dem es möglich ist das Eigenwertproblem der Jacobi-Matrix, das der linearen Stabilitätsanalyse eines homogenen Zustands zugrunde liegt, in zwei Teile zu zerlegen. Der erste Teil ist das Eigenwertproblem der Laplace-Matrix des räumlichen Netzes. Der zweite Teil ist ein Eigenwertproblem, das von den Eigenwerten der räumlichen Laplace-Matrix, der lokalen Dynamik des Systems und der Art der Kopplung zwischen den räumlichen Knoten abhängt. Dadurch ist es möglich die Musterbildung in räumlich diskreten Systemen zu verstehen.

Um dies zu erreichen, verwenden wir einen Ansatz, der auf Master-Stability-Funktionen beruht. Diese sind bekannt aus dem Gebiet der Synchronisation [88] und werden für die Stabilitätsanalyse von Grenzzyklen von gekoppelten Oszillatoren [6, 87] verwendet. Außerdem betrifft die vorgestellte Methode, das Themengebiet der Multilayer-Netze [12, 20, 25, 85]. Dazu gibt es viele aktuelle Arbeiten [14, 21, 26, 27, 32, 54]. Zwischen beiden Themengebieten gibt es bereits eine große Schnittmenge mit vielen aktuellen Publikationen, welche die Synchronisation von Multilayer-Netzen betrachten [7, 27, 28, 55, 65, 104, 112, 129]. Die Untersuchungen in dieser Arbeit unterscheiden sich von den angeführten Publikationen auf mehrere Arten. Auch wenn einige vergangene Arbeiten Musterbildung in Multilayer-Netzen untersucht haben [7, 55], haben sich diese Arbeiten auf Inter-Layer-Effekte mit verschiedener Topologie konzentriert. Im Kontrast dazu betrachten wir hier Intra-Layer-Effekte in einer eingeschränkteren Klasse von Systemen, was es uns erlaubt ein tieferes Verständnis zu erlangen und die Analogie zu räumlich kontinuierlichen Systemen herzustellen. Ein weiterer Unterschied zu vorherigen Arbeiten ist es, dass sich die vorliegende Arbeit auf stationäre Zustände konzentriert. Ansätze mit Master-Stability-Funktionen wurden zuvor nur für Synchronisation verwendet und dabei auf Grenzzyklen angewandt. Auch wenn ein synchronisierter Zustand in einem System von Phasenoszillatoren mathematisch gesehen identisch zu einem stationärem Zustand ist, denkt man in diesem Fall an ein System von gekoppelten identischen Oszillatoren. Hier wird eine neue Herleitung für die Master-Stability-Funktion im Kontext von Musterbildung gezeigt.

Wir betrachten zunächst die Analogie zwischen der Diffusion im kontinuierlichen und im diskreten Raum. Für den diskreten Raum übernimmt die negative Laplace-Matrix die Funktion des Laplace-Operators. Durch diese Analogie ist es möglich diffusionsgetriebene Instabilitäten im diskreten Raum analog zu diffusionsgetriebenen Instabilitäten im kontinuierlichen Raum zu verstehen. Durch den Master-Stability-Funktions-Ansatz ist es möglich das Eigenwertproblem, das im Rahmen der linearen Stabilitätsanalyse des räumlich homogenen Zustands gelöst werden muss, in kleinere Eigenwertprobleme für die Eigenmoden des Systems zu zerlegen. Dabei weisen die Spektren der Laplace-Matrizen von Netzwerken oft ein reichhaltiges Verhalten auf. In den Spektren der zufälligen geometrischen Graphen, die im Rahmen dieser Arbeit als Modell für die räumliche Struktur des Systems verwendet wurden, treten beispielsweise lokalisierte Moden auf, die in bestimmten Fällen durch die Eigenvektoren der räumlichen Laplace-Matrix vorhergesagt werden können. Der gezeigte Ansatz ist nicht auf einfache Diffusion beschränkt, sondern lässt sich auch auf dichteabhängige beziehungsweise adaptive Formen der räumlichen Kopplung anwenden.

Auch wenn der vorgestellte Ansatz nicht auf die theoretische Ökologie beschränkt ist, wenden wir diesen im Rahmen der vorliegenden Arbeit auf ein generalisiertes Meta-Nahrungsnetzmodell an. Das ermöglicht es uns komplexe Meta-Nahrungsnetze zu untersuchen, was mit einem Beispielsystem mit 20 Spezies auf einem räumlichen Netzwerk mit einer beliebigen Anzahl von Habitaten veranschaulicht wird. Wir erweitern dafür ein generalisiertes Nahrungsnetzmodell [36, 38, 39] um die Ausbreitung der Spezies über große räumliche Netze von Habitaten. Das ökologische Modell beschreibt Räuber-Beute-Interaktionen mit kontinuierlicher

Zeit. Es werden biologisch realistische nichtlineare Interaktionen zwischen den Spezies modelliert. Die Zeitskalen und Ausbreitungsraten werden auf realistische Weise mit der Körpermasse skaliert. Für jedes dieser Nahrungsnetze erhält man durch die vorgestellte Methode eine Master-Stability-Funktion, welche die Abhängigkeit der Stabilität des homogenen Fixpunktes des Systems vom Spektrum des räumlichen Netzes offenbart und zeigt, wann diffusionsgetriebene Instabilitäten zustande kommen. Diese Resultate gelten für räumliche Netze jeder Größe und ermöglichen es uns zu verstehen, welche Eigenschaften eines Netzes stabilisierend oder destabilisierend sind. Um die Ergebnisse, die mittels linearer Stabilitätsanalyse des generalisierten Modells gewonnen wurden, zu bestätigen, betrachten wir außerdem Simulationen entsprechender expliziter Modelle. Dabei wird offenbar, dass die Eigenvektoren der räumlichen Laplace-Matrix in bestimmten Fällen als Indikatoren für die räumlichen Muster dienen können, die im System jenseits des homogenen Fixpunkts auftreten. Die vorgestellte Methode erlaubt also einen tiefen Einblick in die Musterbildung räumlich diskreter Systeme.

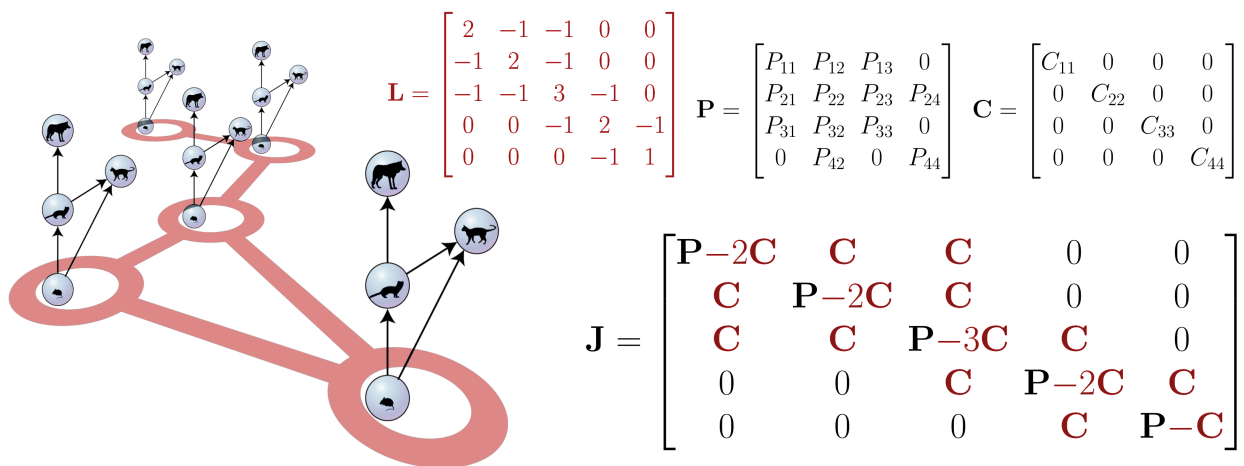


Abbildung 6.1.: Beispiel für ein Meta-Nahrungsnetz mit vier Spezies (blaue Kreise und schwarze Pfeile) auf fünf Habitaten (rote Kreise und Linien). Die Stabilität des Systems wird durch die 20×20 Jacobi Matrix beschrieben. Diese kann als 5×5 -Matrix von 4×4 -Blöcken geschrieben werden. Die Blöcke enthalten die Intra-Habitat-Matrix P , welche die Dynamik innerhalb eines Patches beschreibt, und die Kopplungsmatrix C , welche die Ausbreitung der Spezies zwischen den Habitaten beschreibt. Im gegebenen Beispiel handelt es sich um einfache diffusive Ausbreitung, da die Kopplungsmatrix diagonal ist und somit die Ausbreitungsrate nur von der entsprechenden Population selbst abhängt. Während die Intra-Habitat-Matrix P nur in den Blöcken auf der Diagonalen der Jacobi Matrix vorkommt findet man die Kopplungsmatrix C in einem Muster wieder, das der Laplace-Matrix L entspricht, durch die die räumliche Struktur des Systems beschrieben wird.

7. Diffusion auf Netzen

Im Folgenden werden wir einige bekannte Eigenschaften von Diffusion im kontinuierlichem Raum zusammenfassen, die sich mit den entsprechenden Annahmen auf Netzwerke übertragen lassen:

- Sei $X(x, t)$ die Konzentration von Partikeln beziehungsweise die Dichte einer Spezies in Abhängigkeit von Raum und Zeit. Dann ist die zeitliche Entwicklung zusammen mit einer gegebenen Anfangsbedingung gegeben durch:

$$\dot{X} = c \Delta X, \quad (7.1)$$

mit der Diffusionskonstante c und dem Laplace-Operator Δ .

- Diese Gleichung lässt sich mit dem Ansatz

$$X(x, t) = \sum_n a_n e^{c\kappa_n t} \mathbf{v}_n \quad (7.2)$$

lösen, wobei κ_n die Eigenwerte und \mathbf{v}_n die Eigenvektoren des Laplace-Operators auf dem betrachteten Gebiet sind. Die Koeffizienten a_n sind durch die Anfangsbedingungen gegeben. Auf einem rechteckigem Gebiet sind die Eigenfunktionen trigonometrische Funktionen und auf einem Kreisgebiet sind es Bessel-Funktionen. In beiden Fällen handelt es sich bei den Eigenwerten κ_n um Wellenzahlen.

- Auf einem zusammenhängendem Gebiet ist der Laplace Operator ein negativ-semidefiniter Operator. Dieser hat genau einmal den Eigenwert 0, wobei die zugehörige Eigenfunktion eine Konstante im Raum ist, also:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} X(x, t) = \text{const}. \quad (7.3)$$

Diffusion in Netzwerken wird schon seit einiger Zeit untersucht [81]. Es wurden verschiedene Arten von diffusiven Prozessen auf Netzwerken eingeführt. Der wohl intuitivste Prozess ist der folgende:

Gegeben sei ein Netzwerk mit N Knoten, das durch die Adjazenzmatrix \mathbf{A} beschrieben wird. Dabei ist $A_{kl} = 1$, wenn die Knoten k und l verbunden sind, ansonsten ist $A_{kl} = 0$. Auf diesem Netzwerk sei $X_k(t)$ die Anzahl von Agenten im Knoten k . Die Agenten durchlaufen einen Random Walk mit kontinuierlicher Zeit, das heißt, dass ein Agent eine konstante Rate hat, mit der dieser sich über einen Link zu einem benachbarten Knoten bewegt. Das bedeutet, dass Agenten Knoten mit höherem Grad schneller verlassen. Das entspricht der Intuition zum Beispiel, wenn die Agenten Moleküle sind, die zwischen Hohlräumen in Mikrofluiden diffundieren. Das entspricht auch dem Verhalten, das bei Tieren beobachtet wird [46]. Wenn man Fälle betrachtet, in denen die verschiedenen Kanten des Graphen unterschiedlich gewichtet sind, weil zum Beispiel die Übergangsraten der verschiedenen Kanten verschieden sind, kann man eine gewichtete Adjazenzmatrix verwenden, bei der die Einträge der entsprechenden Kanten Werte annehmen können, die von 1 abweichen. Ein Beispiel wäre es, dass in einem geometrischen Graphen die Diffusion durch einen Link vom Abstand der verbundenen Knoten abhängt.

Für den Grenzwert für eine große Zahl von Agenten kann die Zeitentwicklung des Systems als

$$\dot{\mathbf{X}} = -c \mathbf{L} \cdot \mathbf{X} \quad (7.4)$$

geschrieben werden, mit $\mathbf{X} = (X_1, \dots, X_N)^T$ und der Kopplungskonstanten c und der Laplace-Matrix \mathbf{L} [81]. Die Laplace-Matrix kann konstruiert werden indem man $L_{kk} = \sum_l A_{kl}$ setzt und dann die Adjazenzmatrix \mathbf{A} abzieht. Für nicht gewichtete Graphen mit $A_{kl} \in \{0, 1\}$, sind die diagonalen Elemente identisch mit dem

Grad des Knotens (siehe Abbildung 6.1 für eine beispielhafte Darstellung der Laplace-Matrix). Die Laplace-Matrix kann als endliche Approximation des negativen Laplace-Operators $-\Delta$ auf einem Netzwerk betrachtet werden [74].

Die Gleichungen (7.4) und (7.1) sind abgesehen von einem Vorzeichen analog zueinander. Das Minuszeichen vor der Laplace-Matrix besteht aus historischen Gründen, da ursprünglich angenommen wurde, dass eine positiv-semidefinite Matrix praktischer für die Anwendung sei.

Indem man \mathbf{X} durch die Eigenvektoren von \mathbf{L} ausdrückt findet man die Lösung:

$$\mathbf{X}(t) = \sum_n a_n e^{-\kappa_n t} \mathbf{v}_n, \quad (7.5)$$

wobei die Koeffizienten der Entwicklung a_n durch die Anfangsbedingungen bestimmt sind und κ_n die Eigenwerte und \mathbf{v}_n Eigenvektoren der Laplace-Matrix \mathbf{L} sind. Gleichung (7.5) ist abgesehen vom Minuszeichen im Exponenten das Analogon von Gleichung (7.2) für Netzwerke.

Für die Zeilensummen der Laplace-Matrix gilt $\sum_j L_{ij} = 0$. Daher gibt es immer den Eigenwert $\kappa_1 = 0$ mit dem zugehörigem Eigenvektor $\mathbf{v}_1 = (1, 1, \dots, 1)$ [2, 74, 75]. Für zusammenhängende Netze kommt dieser Eigenwert nur einmal vor. In diesem Fall gilt, dass für $t \rightarrow \infty$ alle Terme bis auf den Term mit $n = 1$ verschwinden und man erhält somit:

$$\mathbf{X}(t \rightarrow \infty) = a_1 \mathbf{v}_1, \quad (7.6)$$

wobei a_1 für die korrekte Normierung sorgt. Diese Gleichung ist analog zu Gleichung (7.3), da hieraus folgt, dass die Konzentration der Agenten einem Zustand gleicher Konzentration in jedem Knoten entgegen strebt. An dieser Stelle sei noch angemerkt, dass für nicht-zusammenhängende Netze die Häufigkeit des Eigenwerts $\kappa = 0$ der Laplace-Matrix mit der Anzahl der Zusammenhangskomponenten übereinstimmt.

In diesem Abschnitt wurde die wohlbekannte Argumentation rekapituliert, die zeigt, dass einfache Diffusion in Netzwerken sich analog zur Diffusion im kontinuierlichem Raum verhält. Insbesondere ist die Laplace-Matrix für Netze das Analogon zum Laplace-Operator im kontinuierlichem Raum. Das System kann durch eine Entwicklung der Eigenmoden des Operators gelöst werden. Für zusammenhängende Gebiete zeigt sich, dass nur eine Eigenmode sich auf Dauer durchsetzt und dass diese konstant in dem entsprechenden Gebiet ist. Der Diffusionsprozess strebt also einem Zustand homogener Verteilung der Agenten entgegen.

8. Diffusionsgetriebene Instabilitäten im kontinuierlichen Raum

Gegeben seien mehrere Spezies X_1, \dots, X_S von Agenten, die in einem Netzwerk diffundieren, während sie Reaktionen vollziehen.

Im kontinuierlichen Raum ist das gut untersucht [13] und das Folgende ist bekannt:

- Die allgemeine Dynamik von Reaktions-Diffusions-Systemen ist durch die folgenden Gleichungen gegeben:

$$\dot{\mathbf{X}} = f(\mathbf{X}) + c \Delta \mathbf{X}, \quad (8.1)$$

wobei $\mathbf{X} = (X_1(x), \dots, X_S(x))$ ein Vektor von Funktionen ist, der die Verteilung der verschiedenen Spezies im Raum beschreibt, f eine vektorwertige Funktion ist, welche die lokalen Reaktionen beschreibt, und c die Kopplungskonstante ist.

- Wenn das nicht-räumliche System

$$\dot{\mathbf{X}} = f(\mathbf{X}) \quad (8.2)$$

einen stationären Zustand \mathbf{X}^* hat, dann gibt es einen entsprechenden homogenen Zustand im räumlichen System $\mathbf{X}^*(x)$. In diesem Zustand sind die Konzentrationen aller Spezies räumlich konstant.

- Die Stabilität des homogenen Zustands kann durch Linearisierung um diesen Zustand untersucht werden, indem man $\mathbf{X} = \mathbf{X}^* + \delta \mathbf{X}$ setzt. Damit erhält man die Gleichung

$$\delta \dot{\mathbf{X}} = \mathbf{J} \delta \mathbf{X}, \quad (8.3)$$

wobei \mathbf{J} die Jacobi-Matrix des Systems ist. Die Jacobi-Matrix ist eine quadratische Matrix. Für S Spezies handelt es sich um eine $S \times S$ -Matrix. Sie berechnet sich mit:

$$J_{ij} = \left. \frac{\partial}{\partial X_j} \dot{X}_i \right|_* = \left. \frac{\partial}{\partial X_j} (f_i(\mathbf{X}) + c \Delta X_i) \right|_*. \quad (8.4)$$

Um die räumliche Ableitung zu umgehen, wird \mathbf{X} in Eigenfunktionen \mathbf{v}_n des Laplace-Operators zerlegt, wodurch man eine Jacobi-Matrix für jede Eigenmode n erhält:

$$J_{ij}^{(n)} = \left(\frac{\partial}{\partial X_j} f_i(\mathbf{X}) \right)_* + c \kappa_n \delta_{ij} = P_{ij} + c \kappa_n \delta_{ij}, \quad (8.5)$$

dabei ist κ_n der Eigenwert zum Eigenvektor \mathbf{v}_n , δ_{ij} das Kronecker-Delta, und außerdem wurden die nicht-räumlichen Ableitungen in eine neue Matrix \mathbf{P} gezogen. Die Matrix \mathbf{P} ist die Jacobi-Matrix des nicht-räumlichen Systems aus Gleichung (8.2).

Dieses System ist stabil gegen die Anregung einer Eigenmode, wenn alle Eigenwerte der zugehörigen Jacobi-Matrix negative Realteile haben. Der homogene stationäre Zustand ist also stabil, wenn alle Eigenmoden des Systems stabil sind. Das heißt die Eigenwerte der Jacobi-Matrix müssen für alle Wellenzahlen κ_n ausschließlich negative Realteile haben. Man spricht von einer diffusionsgetriebenen Instabilität, wenn eine Änderung der Parameter des Systems dafür sorgt, dass ein positiver Realteil für mindestens eine Mode mit von Null verschiedener Wellenzahl κ_n auftritt.

9. Diffusionsgetriebene Instabilitäten in Netzwerken

Die Eleganz in der etablierten Methode für die Analyse von diffusionsgetriebenen Instabilitäten, die im vorherigen Kapitel nachvollzogen wurde, liegt darin, dass das räumliche System mit Hilfe der Jacobi-Matrix des entsprechenden nicht-räumlichen Systems, welche mit einigen zusätzlichen Termen $c\kappa_n$ auf der Diagonalen versehen ist, analysiert werden kann.

An dieser Stelle folgt nun ein ebenso einfacher und eleganter Ansatz, mit dem die Stabilität der Moden eines räumlich diskreten Systems analysiert werden kann. Auch in diesem Fall wird die Jacobi-Matrix des entsprechenden nicht-räumlichen Systems mit Beiträgen für die zugehörigen räumlichen Eigenmoden modifiziert.

Da in diesem Fall von zwei verschiedenen Netzen die Rede ist, nämlich dem Netzwerk der Spezies und ihrer Interaktionen und dem räumlichen Netzwerk von Habitaten, auf denen sich die Spezies ausbreiten können, wird an dieser Stelle nicht mehr von Knoten, sondern von Spezies und Habitaten gesprochen.

Gegeben sei ein Reaktions-Diffusions-System auf einem Netzwerk mit der Konzentration X_i^k von Spezies i in Habitat k . Zur besseren Unterscheidung werden die Indizes der Spezies tiefgestellt und die der Habitate hochgestellt. Die Dynamik des Systems werde beschrieben durch die Gleichung:

$$\dot{X}_i^k = \underbrace{f_i(\mathbf{X}^k)}_{\text{Reaktion}} - \underbrace{\sum_l c_i L^{kl} X_i^l}_{\text{Diffusion}}, \quad (9.1)$$

wobei f_i eine Funktion ist, welche die Reaktionen von Spezies i abhängig von den lokalen Konzentrationen $\mathbf{X}^k = (X_1^k, \dots, X_S^k)$ beschreibt, c_i die Diffusionskonstante für Spezies i ist und L wieder die Laplace-Matrix des räumlichen Systems ist. Gleichung (9.1) ist das Analogon für Netzwerke von Gleichung (8.1) im kontinuierlichen Raum.

Zum Vergleich betrachten wir das nicht-räumliche System:

$$\dot{X}_i = f_i(\mathbf{X}). \quad (9.2)$$

Für jeden gegebenen stationären Zustand \mathbf{X}^* von Gleichung (9.2) kann man einen homogenen Zustand des räumlichen Systems aus Gleichung (9.1) konstruieren:

$$X_i^{k*} = X_i^* \quad \forall k. \quad (9.3)$$

Es ist schnell nachvollzogen, dass die auf diese Weise konstruierten homogenen Zustände stationäre Zustände von Gleichung (9.1) sind, da per Definition für X_i^{k*} gilt, dass $f_i(\mathbf{X}^k) = 0$ für alle k . Außerdem gilt wegen der verschwindenden Zeilensummen der Laplace-Matrix $L \cdot \mathbf{X}_i = 0$ für alle Vektoren $\mathbf{X}_i = (X_i^1, \dots, X_i^N)$, mit $X_i^1 = \dots = X_i^N$.

Daher entspricht jeder stationäre Zustand des nicht-räumlichen Systems einem stationärem homogenen Zustand des räumlichen Systems. Diese Aussage ist das Netzwerk-analogon des zweiten Punktes im vorherigen Abschnitt.

Im letzten und wichtigsten Schritt wird gezeigt, dass die Stabilität der homogenen Zustände analog zum System mit kontinuierlichem Raum analysiert werden kann. Die Jacobi-Matrizen der Moden des Netzwerksystems werden als Modifikationen der nicht-räumlichen Jacobimatrix geschrieben, die von der Wellenzahl abhängen, wobei wir unter der Wellenzahl die Eigenwerte des entsprechenden Laplace-Operators verstehen.

Das Netzwerk-Reaktions-Diffusions-System ist ein dynamisches System der Dimension $N \cdot M$. Um die Stabilität zu analysieren wird die Jacobi-Matrix \mathbf{J} konstruiert. Dafür werden zunächst die Variablen in einem Vektor angeordnet:

$$\mathbf{Y} = (X_1^1, \dots, X_S^1, X_1^2, \dots), \quad (9.4)$$

sodass die Variablen für alle Spezies, die sich in einem Patch befinden, zusammen gruppiert sind. Die Jacobi-Matrix ist dann

$$J_{ab} = \left. \frac{\partial}{\partial Y_b} \dot{Y}_a \right|_*. \quad (9.5)$$

Die Blockstruktur dieser Matrix ist in Abbildung 6.1 veranschaulicht. Die Ableitungen der Reaktions- und Diffusionsterme werden separat berechnet (vgl. Gleichung (9.1)). Die Reaktionsraten in einem bestimmten Patch hängen nur von den Konzentrationen in eben diesem Patch ab. Daher verschwinden diese, wenn sie nach den Konzentrationen in anderen Patches abgeleitet werden:

$$\left. \frac{\partial}{\partial X_j^l} f_i(\mathbf{X}^k) \right|_* = 0 \quad \forall k \neq l. \quad (9.6)$$

Die Ableitungen der Reaktionsterme nach den Variablen eines Patches sind identisch zu den entsprechenden Ableitungen des nicht-räumlichen Systems (Gleichung (9.2)):

$$\left. \frac{\partial}{\partial X_j^k} f_i(\mathbf{X}^k) \right|_* = P_{ij}. \quad (9.7)$$

Die Beiträge der Reaktionsterme zur Jacobi-Matrix des Netzwerksystems haben daher die Form:

$$\begin{pmatrix} \mathbf{P} & 0 & 0 & \dots \\ 0 & \mathbf{P} & 0 & \dots \\ 0 & 0 & \mathbf{P} & \dots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots \end{pmatrix} \equiv \mathbf{I} \otimes \mathbf{P}, \quad (9.8)$$

mit dem Kronecker-Produkt \otimes . Die Dimension der Einheitsmatrix \mathbf{I} entspricht der Anzahl der Habitate N , während die Dimension der 0 und \mathbf{P} Matrizen der Anzahl der verschiedenen Spezies S entspricht.

Als nächstes werden die Diffusionsterme betrachtet. Für eine Diffusion, die linear in den Konzentrationen ist, erhält man direkt:

$$\left. \frac{\partial}{\partial X_j^l} \sum_m c_i L^{km} X_i^m \right|_* = c_i L^{kl} \left. \frac{\partial}{\partial X_j^l} X_i^l \right|_* \equiv (\mathbf{L} \otimes \mathbf{C})_{ij}^{kl}, \quad (9.9)$$

mit

$$\mathbf{C} = \begin{pmatrix} c_1 & 0 & 0 & \dots \\ 0 & c_2 & 0 & \dots \\ 0 & 0 & c_3 & \dots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots \end{pmatrix}. \quad (9.10)$$

Im Folgenden wird die Beschränkung auf einfache Diffusion fallen gelassen. Im einfachen Fall ist die Matrix \mathbf{C} diagonal. In bestimmten Anwendungen können die Diffusionsraten neben der Konzentration der betrachteten Spezies von den Konzentrationen anderer Spezies abhängen. Im ökologischen Kontext könnte dies zum Beispiel bedeuten, dass Tiere im Modell einen Patch schneller verlassen, wenn eine Überpopulation vorliegt, die Nahrung knapp ist oder es viele Fressfeinde gibt. In linearer Näherung um den stationären Zustand erhalten wir für den Diffusionsterm in Gleichung (9.1) die allgemeinere Form:

$$-\sum_{l,j} c_{ij} L^{kl} X_j^l. \quad (9.11)$$

Hier sind die Koeffizienten c_{ij} Elemente der Matrix \mathbf{C} .

Zusammengefasst kann die Jacobimatrix des Systems kompakt geschrieben werden als

$$\mathbf{J} = \mathbf{I} \otimes \mathbf{P} - \mathbf{L} \otimes \mathbf{C}. \quad (9.12)$$

Die Konstruktion der Jacobi-Matrix aus ihren Bestandteilen ist in Abbildung 6.1 dargestellt.

Die Blockstruktur der Matrix spiegelt sich in ihren Eigenvektoren wieder. Gegeben seien Vektoren der Form

$$\mathbf{w} = \mathbf{v} \otimes \mathbf{q}, \quad (9.13)$$

wobei \mathbf{v} ein N -dimensionaler und \mathbf{q} ein M -dimensionaler Vektor ist. Weiter sei \mathbf{v} ein Eigenvektor von \mathbf{L} mit dem Eigenwert κ , sodass

$$\mathbf{L}\mathbf{v} = \kappa\mathbf{v} \quad (9.14)$$

gilt. Außerdem sei \mathbf{q} ein Eigenvektor von $\mathbf{P} - \kappa\mathbf{C}$ mit dem Eigenwert λ . Dann ist \mathbf{w} ein Eigenvektor von \mathbf{J} mit dem Eigenwert λ . Die folgende Rechnung dient als Beweis:

$$\begin{aligned} \mathbf{J}\mathbf{w} &= (\mathbf{I} \otimes \mathbf{P} - \mathbf{L} \otimes \mathbf{C}) \cdot (\mathbf{v} \otimes \mathbf{q}) \\ &= (\mathbf{I} \otimes \mathbf{P}) \cdot (\mathbf{v} \otimes \mathbf{q}) - (\mathbf{L} \otimes \mathbf{C}) \cdot (\mathbf{v} \otimes \mathbf{q}) \\ &= \mathbf{I}\mathbf{v} \otimes \mathbf{P}\mathbf{q} - \mathbf{L}\mathbf{v} \otimes \mathbf{C}\mathbf{q} \\ &= \mathbf{v} \otimes \mathbf{P}\mathbf{q} - \kappa\mathbf{v} \otimes \mathbf{C}\mathbf{q} \\ &= \mathbf{v} \otimes (\mathbf{P} - \kappa\mathbf{C})\mathbf{q} \\ &= \mathbf{v} \otimes \lambda\mathbf{q} = \lambda(\mathbf{v} \otimes \mathbf{q}) = \lambda\mathbf{w}. \end{aligned} \quad (9.15)$$

Da alle Eigenvektoren von \mathbf{J} auf diese Weise konstruiert werden können, gilt für das vollständige Spektrum auf der Netzwerkebene:

$$\text{Ev}(\mathbf{J}) = \bigcup_{n=1}^N \text{Ev}(\mathbf{P} - \kappa_n \mathbf{C}). \quad (9.16)$$

Dadurch ist es möglich die Stabilität des Netzwerk-Reaktions-Diffusions-Systems zu analysieren, indem man zuerst das Spektrum der Laplace-Matrix, also das Netzwerk-Analogon der Wellenzahlen, berechnet und dann die Eigenwerte von $\mathbf{P} - \kappa\mathbf{C}$ berechnet. Dies entspricht der Diagonalisierung der nicht-räumlichen Jacobi-Matrix \mathbf{P} mit der Modifikation $-\kappa\mathbf{C}$, die spezifisch für die entsprechende Eigenmode ist. In diesem Sinne zeigt sich durch Gleichung (9.16), dass diffusionsgetriebene Instabilitäten in Reaktions-Diffusions-Systemen auf Netzwerken auf analoge Weise zum Ansatz, der üblicherweise für Reaktions-Diffusions-Systeme im kontinuierlichem Raum verwendet wird, berechnet werden können.

Zusammengefasst kann man sagen, dass eine starke Analogie zwischen Diffusion im kontinuierlichem Raum und Diffusion in Netzwerken besteht. Es wurde gezeigt, dass diese Analogie sich auch auf diffusionsgetriebene Instabilitäten ausweiten lässt. Im Kontext von Netzwerken übernimmt die negative Laplace-Matrix $-\mathbf{L}$ die Rolle des Laplace-Operators im kontinuierlichem Raum. Die Eigenwerte und Eigenfunktionen des Laplace-Operators werden also durch die Eigenwerte und Eigenvektoren der Laplace-Matrix ersetzt. Die Analyse von diffusionsgetriebenen Instabilitäten ist daher für Netzwerke nicht komplizierter als im kontinuierlichem Raum. Da Netzwerke in der Regel aber über komplexere Spektren verfügen, kann bei diesen komplexeres Verhalten erwartet werden.

	Kontinuierlicher Raum	Netzwerk
Laplace-Operator	Laplace-Operator Δ	Laplace-Matrix $-\mathbf{L}$
Eigenmoden	$\Delta v_n = \kappa_n v_n$	$\mathbf{L} \mathbf{v}_n = \kappa_n \mathbf{v}_n$
Reaktions-Diffusions-System	$\dot{\mathbf{X}} = f(\mathbf{X}) + \mathbf{C} \Delta \mathbf{X}$	$\dot{\mathbf{X}}_i = f(\mathbf{X}_i) - L_{ij} \mathbf{C} \mathbf{X}_j$
Diffusionsgetriebene Instabilität	$\text{Re}(\text{Ev}(\mathbf{P} + \kappa_n \mathbf{C})) > 0$	$\text{Re}(\text{Ev}(\mathbf{P} - \kappa_n \mathbf{C})) > 0$

Tabelle 9.1.: Die Analogie zwischen Diffusion im kontinuierlichem Raum und in Netzwerken. Um die Ähnlichkeit hervorzuheben ist das Netzwerk-Reaktions-Diffusions-System, Gleichung (9.1), in Matrixform geschrieben und außerdem wurde eine Kopplungsmatrix \mathbf{C} in der Bedingung für Instabilität im kontinuierlichen Raum zugelassen. Während die gezeigte Herleitung für den kontinuierlichen Raum einen vereinfachten Fall betrachtet hat, in dem \mathbf{C} diagonal ist, treten nichtdiagonale Matrizen in Fällen mit Kreuz-Diffusion auf, wenn die Diffusion einer Spezies auch von anderen Spezies abhängen kann [13]. Während die Konzentrationen \mathbf{X} im kontinuierlichen Raum positionsabhängig sind, wird der Zustand des Systems auf einem Netzwerk durch eine diskrete Menge von Variablen \mathbf{X}_i beschrieben, wobei i der Index eines Knotens ist.

10. Meta-Nahrungsnetz-Modell

Um zu zeigen, wie gut der vorgestellte Ansatz funktioniert, verwenden wir ein Modell für Meta-Nahrungsnetze, so wie es in der Ökologie gebräuchlich ist. Das System besteht aus einer Menge von identischen lokalen Nahrungsnetzen, die durch ein räumliches Netzwerk gekoppelt sind (siehe Abbildung 6.1). Dieses recht komplexe und nichtlineare Modell wurde ursprünglich in Gross *et al.* (2006) [38] vorgestellt und in mehreren darauf folgenden Arbeiten verwendet und validiert [39, 94, 127]. Zunächst rekapitulieren wir das lokale Modell, bevor wir es um einen räumlichen Kontext erweitern. Die detaillierte Herleitung des generalisierten Modells folgt dann im Unterkapitel 10.1.

Wir verallgemeinern das generalisierte Räuber-Beute-Modell aus Kapitel 3.1 für eine Menge von S Spezies X_1, \dots, X_S . Die allgemeinen Gleichungen für die Populationsdynamik sind gegeben durch:

$$\dot{X}_i = G_i(X_i) - M_i(X_i) + \varepsilon_i F_i(X_i, T_i(\mathbf{X})) - \sum_j \frac{R_{ji}(A_i, \mathbf{X})}{T_j(\mathbf{X})} F_j(X_j, T_i(\mathbf{X})) =: Z_i(\mathbf{X}), \quad (10.1)$$

mit dem Wachstum durch primäre Produktion G_i von Spezies i , den internen Verlusten M_i von Spezies i und dem Wachstum durch Jagd F_i von Spezies i . Die Funktion R_{ji} ist die Menge von Spezies i die dem Räuber j als Beute zur Verfügung steht. Das ist oft eine lineare Funktion von X_i , wobei die Proportionalitätskonstante von der Fähigkeit von Spezies j abhängt Individuen von Spezies i zu fangen. Zudem ist

$$T_j = \sum_i R_{ji} \quad (10.2)$$

die gesamte Beute die Spezies j zur Verfügung steht. Die Abkürzung Z_i wurde eingeführt, da sie später nützlich sein wird, wenn das Modell um den räumlichen Diffusionsmechanismus erweitert wird.

Gleichung (10.1) kann auf die gleiche Weise normiert werden, wie es anhand der Beispiele in Kapitel 3 gezeigt wurde. Man erhält dabei eine $S \times S$ -Jacobi-Matrix \mathbf{P} mit den diagonalen Einträgen

$$P_{ii} = \alpha_i \left[\tilde{\nu}_i \tilde{\delta}_i \phi_i + \tilde{\nu}_i \delta_i (\gamma_i \chi_{ii} \lambda_{ii} + \psi_i) - \tilde{\rho}_i \tilde{\sigma}_i \mu_i - \tilde{\rho}_i \sigma_i \left(\beta_{ii} \psi_i + \sum_n \beta_{ni} \lambda_{ni} [(\gamma_n - 1) \chi_{ni} + 1] \right) \right] \quad (10.3)$$

und den nicht-diagonalen Einträgen

$$P_{ij} = \alpha_i \left[\tilde{\nu}_i \delta_i \gamma_i \chi_{ij} \lambda_{ij} - \tilde{\rho}_i \sigma_i \left(\beta_{ji} \psi_j + \sum_n \beta_{ni} \lambda_{nj} (\gamma_n - 1) \chi_{nj} \right) \right]. \quad (10.4)$$

Die in diesen Gleichungen auftretenden Parameter sind Elastizitäten und Parameter, die den Biomassenfluss des Systems beschreiben. Diese Parameter können nun für empirische Systeme bestimmt werden [127]. Außerdem kann man das generalisierte Modell nutzen, um plausible zufällige Nahrungsnetze zu erzeugen [94], was im Folgenden geschieht. Die Herleitung der Jacobi-Matrix und die Definitionen der generalisierten Parameter folgen im Unterkapitel 10.1.

Das sogenannte Nischen-Modell wird genutzt, um Netze mit realistischer Topologie von Nahrungsnetzen zu erhalten [123]. In diesem Modell wird jeder Spezies eine Körpermasse zugewiesen, anhand derer die Fressbeziehungen bestimmt werden. Die generalisierten Parameter werden aus passenden Verteilungen gezogen, die von der Position der Spezies im Nahrungsnetz und ihrer Körpermasse abhängen. Auf diese Weise können realistisches Fressverhalten und die so genannte allometrische Skalierung bestimmter Parameter in das

Modell eingebaut werden. In der Vergangenheit wurde beträchtlicher Aufwand betrieben, um realistische Parameterbereiche und Verteilungen zu finden [94]. Die vollständigen hier verwendeten Parametersätze folgen an den entsprechenden Stellen in den späteren Kapiteln. Ausführliche Diskussionen zu den Parametern und ihren Bedeutungen finden sich zudem in den folgenden Publikationen [38, 94, 128].

An dieser Stelle wird das generalisierte Nahrungsnetz-Modell auf den Kontext von Meta-Nahrungsnetzen erweitert. Gegeben sei hierfür ein System mit N verschiedenen Habitaten oder auch Patches. Die Dynamik Z_i innerhalb eines Habitats k ist durch die rechte Seite von Gleichung (10.1) bestimmt. Zusätzlich können sich die Spezies jetzt auf dem räumlichen Netzwerk ausbreiten, was als Diffusion modelliert wird.

Zur Verständlichkeit werden hochgestellte Indizes k, l verwendet um die räumlichen Habitate zu bezeichnen und tiefgestellte Indizes i, j für Spezies. Mit dieser Konvention werden die Gleichungen des Systems geschrieben als:

$$\dot{X}_i^k = Z_i(\mathbf{X}^k) + \sum_l (E_i^{kl}(\mathbf{X}^l) - E_i^{lk}(\mathbf{X}^k)) , \quad (10.5)$$

dabei ist E_a^{ij} die Ausbreitungsrate für Spezies a von Habitat j zu Habitat i . Diese Gleichungen ergeben das generalisierte Meta-Nahrungsnetzmodell, dass als Beispielsystem in diesem Teil der Arbeit verwendet wird.

Durch Normieren, Linearisieren und anschließend Identifizieren der Elastizitäten und Umsatzraten kann die Jacobi-Matrix als Funktion interpretierbarer Parameter ausgedrückt werden. Es sei angemerkt, dass dieser Vorgang für den Reaktions- und den Diffusionsteil der Gleichungen separat durchgeführt werden kann. Für den Reaktionsteil ist dieser Vorgang komplett analog zum nicht-räumlichen generalisierten Nahrungsnetzmodell, das zuvor gezeigt wurde. Für den Diffusionsteil ist das Vorgehen analog zu dem Reaktions-Diffusions-System in Abschnitt 7. Insbesondere erhält man die Matrix \mathbf{C} durch Ableiten des normierten Ausbreitungsterms nach den normierten Populationsdichten:

$$A^{kl}C_{ij} = \left. \frac{\partial \log(E_i^{kl})}{\partial \log(X_i^k)} \right|_* , \quad (10.6)$$

wobei \mathbf{A} die Adjazenzmatrix bezeichnet. Für normale Diffusion ist \mathbf{C} eine diagonale Matrix mit den Diffusionskonstanten C_{ii} für Spezies i . Nicht-diagonale Einträge treten für komplexere Szenarien auf, bei denen die Ausbreitung zwischen den Patches auch von anderen Population abhängen kann, wie zum Beispiel wenn Räuber Habitate mit geringerer Verfügbarkeit von Beute schneller verlassen oder Beute aus Habitaten mit zu vielen Räubern flieht (siehe Abschnitt 7). Die detaillierte Herleitung wird im Unterkapitel 10.1 gezeigt.

Zusammengefasst kann die $NS \times NS$ -dimensionale Jacobi-Matrix des generalisierten Meta-Nahrungsnetzes in der Form von Gleichung (9.12) geschrieben werden als

$$\mathbf{J} = \mathbf{I} \otimes \mathbf{P} - \mathbf{L} \otimes \mathbf{C} . \quad (10.7)$$

Für das gegenwertige Modell ist die Matrix \mathbf{P} die Jacobi-Matrix des nicht-räumlichen Meta-Nahrungsnetzmodells (Gleichungen (10.3) und (10.4)), \mathbf{L} die möglicherweise gewichtete Laplace-Matrix des räumlichen Netzwerks und \mathbf{C} die Kopplungsmatrix gegeben in Gleichung (10.6). Abbildung 6.1 dient dazu als Illustration.

10.1. Herleitung des generalisierten Meta-Nahrungsnetzmodells

In diesem Abschnitt folgt die detaillierte Herleitung des generalisierten Meta-Nahrungsnetzmodells. Zunächst wird das allgemeine Modell auf einen Fixpunkt normiert. Dann wird die Jacobi-Matrix für das normierte Modell berechnet. Dabei werden die generalisierten Parameter eingeführt, von denen die Jacobi-Matrix abhängt. Zum Schluss wird gezeigt wie man die Eigenwerte und Eigenvektoren der Jacobi-Matrix für einen räumlich homogenen Fixpunkt mit Hilfe des Master-Stability-Funktions-Ansatzes berechnen kann.

Wir bezeichnen die Biomassendichte von Spezies i in Habitat k mit X_i^k . Die Änderung dieser ist gegeben durch:

$$\begin{aligned} \dot{X}_i^k = & G_i^k(X_i^k) - M_i^k(X_i^k) + \varepsilon_i F_i^k(X_1^k, \dots, X_S^k) - \sum_j D_{ji}^k(X_1^k, \dots, X_S^k) \\ & + \sum_l \left[E_i^{kl}(X_1^k, \dots, X_S^k, X_1^l, \dots, X_S^l) - E_i^{lk}(X_1^l, \dots, X_S^l, X_1^k, \dots, X_S^k) \right], \end{aligned} \quad (10.8)$$

dabei ist G_i^k das Wachstum durch primäre Produktion, M_i^k der Verlust durch Respiration und Mortalität, F_i^k das Wachstum durch Jagd, D_{ji}^k der Verlust durch Bejagung durch Spezies j und E_i^{kl} die Dispersion von Habitat l nach k . Außerdem bezeichnet der Faktor ε_i die Effizienz mit der die Biomasse der Beute in die des Räubers umgewandelt wird.

Wie in Gross *et al.* (2006) [38] wird der Korrelation zwischen dem Verlust der Beute Spezies D_{ji}^k und dem Wachstum der entsprechenden Räuber F_j^k durch das Einführen einer Hilfsvariable Rechnung getragen. Die gesamte Biomasse, die Spezies j in Habitat k zur Verfügung steht, ist gegeben durch:

$$T_j^k(X_1^k, \dots, X_S^k) = \sum_i R_{ji}^k(X_i^k), \quad (10.9)$$

wobei $R_{ji}^k(X_i^k)$ der relative Beitrag von Spezies i in Habitat k zur insgesamt verfügbaren Biomasse ist. Damit kann die Menge der Biomasse, die durch Spezies j in Habitat k konsumiert wird, geschrieben werden als

$$F_j^k(X_1^k, \dots, X_N^k) = F_j^k(T_j^k, X_j^k), \quad (10.10)$$

und der Verlust von Spezies i durch Jagd durch Spezies j in Habitat k als

$$D_{ji}^k(X_1^k, \dots, X_S^k) = \frac{R_{ji}^k(X_i^k)}{T_j^k(X_1^k, \dots, X_S^k)} F_j^k(T_j^k, X_j^k). \quad (10.11)$$

10.1.1. Normierung des Systems auf einen Fixpunkt und Definition der Skalenparameter

Wir nehmen an, dass das System aus Gleichung (10.8) mindestens einen positiven, aber nicht unbedingt stabilen Fixpunkt hat. Das ist eine recht schwache Annahme, wenn man die beträchtliche Freiheit beachtet, die weiterhin für diese Klasse von Modellen existiert.

Wir bezeichnen dann die unbekannten Biomassendichten der verschiedenen Populationen am Fixpunkt mit X_i^{k*} . Außerdem benutzen wir den Asterisk um die Werte der Funktionen am Fixpunkt zu kennzeichnen, also zum Beispiel $F_i^{k*} = F_i^k(X_1^{k*}, \dots, X_S^{k*})$.

Dann werden alle dynamischen Variablen und Funktionen auf deren Wert am Fixpunkt normiert. Die normierten Werte werden dann durch die entsprechenden Kleinbuchstaben bezeichnet, wie zum Beispiel $x_i^k = \frac{X_i^k}{X_i^{k*}}$ und $g(x_i^k) = \frac{G(X_i^k)}{G(X_i^{k*})}$.

Mit diesen Definitionen können die Gleichungen normiert werden:

$$\begin{aligned} \dot{x}_i^k = & \frac{G_i^{k*}}{X_i^{k*}} g_i^k(x_i^k) - \frac{M_i^{k*}}{X_i^{k*}} m_i^k(x_i^k) + \frac{\varepsilon_i F_i^{k*}}{X_i^{k*}} f_i^k(t_i^k, x_i^k) - \sum_j \frac{D_{ji}^{k*}}{X_i^{k*}} d_{ji}^k(x_1^k, \dots, x_S^k) \\ & + \sum_l \left[\frac{E_i^{kl*}}{X_i^{k*}} e_i^{kl}(x_1^k, \dots, x_S^k, x_1^l, \dots, x_S^l) - \frac{E_i^{lk*}}{X_i^{k*}} e_i^{lk}(x_1^l, \dots, x_S^l, x_1^k, \dots, x_S^k) \right]. \end{aligned} \quad (10.12)$$

An dieser Stelle kann man eine Menge von strukturellen Parametern identifizieren, die den Biomassenfluss am Fixpunkt charakterisieren. Im Kontext der generalisierten Methode werden diese als Skalenparameter bezeichnet. Wir beginnen mit der Zeitskala beziehungsweise mit dem Biomassenfluss am Fixpunkt:

$$\alpha_i^k = \frac{G_i^{k*}}{X_i^{k*}} + \frac{\varepsilon_i F_i^{k*}}{X_i^{k*}} + \sum_l \frac{E_i^{kl*}}{X_i^{k*}} = \frac{M_i^{k*}}{X_i^{k*}} + \sum_j \frac{D_{ji}^{k*}}{X_i^{k*}} + \sum_l \frac{E_i^{lk*}}{X_i^{k*}}. \quad (10.13)$$

Die relativen Beiträge der verschiedenen Prozesse zum Wachstum der Biomasse sind gegeben durch:

$$\nu_i^k = \sum_l \nu_i^{kl} = \frac{1}{\alpha_i^k} \sum_l \frac{E_i^{kl*}}{X_i^{k*}}, \quad (10.14)$$

$$\tilde{\nu}_i^k = 1 - \nu_i^k = \frac{1}{\alpha_i^k} \frac{\varepsilon_i F_i^{k*}}{X_i^{k*}} + \frac{1}{\alpha_i^k} \frac{G_i^{k*}}{X_i^{k*}}, \quad (10.15)$$

$$\hat{\nu}_i^k \delta_i^k = \frac{1}{\alpha_i^k} \frac{\varepsilon_i F_i^{k*}}{X_i^{k*}}, \quad (10.16)$$

$$\hat{\nu}_i^k \tilde{\delta}_i^k = \tilde{\nu}_i^k (1 - \delta_i^k) = \frac{1}{\alpha_i^k} \frac{G_i^{k*}}{X_i^{k*}}. \quad (10.17)$$

Wiederum sind die relativen Beiträge der verschiedenen Prozesse zum Verlust von Biomasse gegeben durch:

$$\rho_i^k = \sum_l \rho_i^{lk} = \frac{1}{\alpha_i^k} \sum_l \frac{E_i^{lk*}}{X_i^{k*}}, \quad (10.18)$$

$$\tilde{\rho}_i^k = 1 - \rho_i^k = \frac{1}{\alpha_i^k} \frac{M_i^{k*}}{X_i^{k*}} + \frac{1}{\alpha_i^k} \sum_j \frac{D_{ji}^{k*}}{X_i^{k*}}, \quad (10.19)$$

$$\tilde{\rho}_i^k \sigma_i^k = \frac{1}{\alpha_i^k} \sum_j \frac{D_{ji}^{k*}}{X_i^{k*}}, \quad (10.20)$$

$$\tilde{\rho}_i^k \tilde{\sigma}_i^k = \tilde{\rho}_i^k (1 - \sigma_i^k) = \frac{1}{\alpha_i^k} \frac{M_i^{k*}}{X_i^{k*}}. \quad (10.21)$$

Es ist nötig, die Beiträge der verschiedenen Räuber zum Verlust durch Jagd durch weitere Parameter aufzulösen:

$$\beta_{ji}^k = \frac{1}{\alpha_i^k \tilde{\rho}_i^k \sigma_i^k} \frac{D_{ji}^{k*}}{X_i^{k*}}. \quad (10.22)$$

Die Interpretationen aller Skalenparameter sind in Tabelle 10.1 angegeben. Mit Gleichung (10.11) kann die normierte Funktion für den Verlust durch Jagd geschrieben werden als

$$d_{ji}(x_1^k, \dots, x_S^k) = \frac{R_{ji}^{k*} F_j^{k*}}{T_j^{k*} D_{ji}^{k*}} \frac{r_{ji}^k}{t_j^k} f_j(t_j^k, x_j^k) = \frac{r_{ji}^k}{t_j^k} f_j(t_j^k, x_j^k), \quad (10.23)$$

dabei sind die für Spezies j insgesamt als Beute verfügbaren, normierten Biomassen

$$t_j^k = \sum_i \frac{R_{ji}^{k*}}{T_j^{k*}} r_{ji}^k. \quad (10.24)$$

Mit den Parametern

$$\chi_{ji}^k = \frac{R_{ji}^{k*}}{T_j^{k*}} \quad (10.25)$$

können wir diese schreiben als

$$t_j^k = \sum_i \chi_{ji}^k r_{ji}^k. \quad (10.26)$$

Zusammengefasst ergibt sich das normierte, generalisierte Meta-Nahrungsnetzmodell:

$$\begin{aligned} \dot{x}_i^k = \alpha_i^k \bigg[& \tilde{v}_i^k \tilde{\sigma}_i^k g_i^k(x_i^k) + \tilde{v}_i^k \tilde{\sigma}_i^k f_i^k(t_i^k, x_i^k) - \tilde{\rho}_i^k \tilde{\sigma}_i^k m_i^k(x_i^k) - \tilde{\rho}_i^k \sigma_i^k \sum_j \beta_{ji}^k d_{ji}^k(x_1^k, \dots, x_S^k) \\ & + \sum_l v_i^{kl} e_i^{kl}(x_1^k, \dots, x_S^k, x_1^l, \dots, x_S^l) - \sum_l \rho_i^{lk} e_i^{lk}(x_1^l, \dots, x_S^l, x_1^k, \dots, x_S^k) \bigg], \end{aligned} \quad (10.27)$$

mit $i = 1, \dots, S$ und $k = 1, \dots, N$.

10.1.2. Berechnung der Ableitungen und Definition der Exponentenparameter

Um eine lineare Stabilitätsanalyse des gegebenen Fixpunktes durchzuführen, muss die Jacobi-Matrix bestimmt werden. Wir definieren zunächst Blockmatrizen für die Ableitungen der lokalen Terme und die Ableitungen der Dispersionsterme, aus denen sich die Jacobi-Matrix konstruieren lässt. Die Ableitungen der lokalen Terme für die Dynamik innerhalb eines Habitats ergeben die Jacobi-Matrix für ein isoliertes Habitat:

$$(\mathbf{P})_{ij}^k = \frac{d}{dx_j^k} \alpha_i^k \left[\tilde{v}_i^k \tilde{\sigma}_i^k g_i^k(x_i^k) + \tilde{v}_i^k \tilde{\sigma}_i^k f_i^k(t_i^k, x_i^k) - \tilde{\rho}_i^k \tilde{\sigma}_i^k m_i^k(x_i^k) - \tilde{\rho}_i^k \sigma_i^k \sum_j \beta_{ji}^k d_{ji}^k(x_1^k, \dots, x_S^k) \right]. \quad (10.28)$$

Die Ableitungen der Dispersionsterme im Ausgangs beziehungsweise Zielhabitat ergeben die Kopplungsmatrizen:

$$(\mathbf{C})_{ij}^{kl} = \frac{d}{dx_j^k} \alpha_i^k \left[\sum_l v_i^{kl} e_i^{kl}(x_1^k, \dots, x_S^k, x_1^l, \dots, x_S^l) - \sum_l \rho_i^{lk} e_i^{lk}(x_1^l, \dots, x_S^l, x_1^k, \dots, x_S^k) \right], \quad (10.29)$$

$$(\hat{\mathbf{C}})_{ij}^{kl} = \frac{d}{dx_j^k} \alpha_i^k \left[\sum_l \rho_i^{lk} e_i^{kl}(x_1^k, \dots, x_S^k, x_1^l, \dots, x_S^l) - \sum_l v_i^{kl} e_i^{lk}(x_1^l, \dots, x_S^l, x_1^k, \dots, x_S^k) \right]. \quad (10.30)$$

Für diese Matrizen werden die Ableitungen der Funktionen, die in den dynamischen Gleichungen vorkommen, am Fixpunkt benötigt. Das Modell enthält aber noch immer unbekannte Funktionen. Der Kern der generalisierten Methode ist die Idee, dass die benötigten Ableitungen durch die Exponentenparameter beschrieben

werden. Diese definieren wir für die lokalen Abhängigkeiten als

$$\phi_i^k = \left. \frac{\partial}{\partial x_i^k} g_i^k(x_i^k) \right|_{x=x^*}, \quad (10.31)$$

$$\mu_i^k = \left. \frac{\partial}{\partial x_i^k} m_i^k(x_i^k) \right|_{x=x^*}, \quad (10.32)$$

$$\lambda_{ji}^k = \left. \frac{\partial}{\partial x_i^k} r_{ji}^k(x_i^k) \right|_{x=x^*}, \quad (10.33)$$

$$\gamma_i^k = \left. \frac{\partial}{\partial t_i^k} f_i^k(t_i^k, x_i^k) \right|_{x=x^*}, \quad (10.34)$$

$$\psi_i^k = \left. \frac{\partial}{\partial x_i^k} f_i^k(t_i^k, x_i^k) \right|_{x=x^*}, \quad (10.35)$$

und für die Dispersion als

$$\omega_i^{kl} = \left. \frac{\partial}{\partial x_i^k} e_i^{kl}(x_1^k, \dots, x_S^k, x_1^l, \dots, x_S^l) \right|_{x=x^*}, \quad (10.36)$$

$$\omega_i^{kl} = \left. \frac{\partial}{\partial x_i^l} e_i^{kl}(x_1^k, \dots, x_S^k, x_1^l, \dots, x_S^l) \right|_{x=x^*}, \quad (10.37)$$

$$\hat{\kappa}_{ij}^{kl} = \left. \frac{\partial}{\partial x_j^k} e_i^{kl}(x_1^k, \dots, x_S^k, x_1^l, \dots, x_S^l) \right|_{x=x^*} \quad \text{mit } i \neq j, \quad (10.38)$$

$$\kappa_{ij}^{kl} = \left. \frac{\partial}{\partial x_j^l} e_i^{kl}(x_1^k, \dots, x_S^k, x_1^l, \dots, x_S^l) \right|_{x=x^*} \quad \text{mit } i \neq j. \quad (10.39)$$

Die Interpretationen aller Exponentenparameter sind in Tabelle 10.1 angegeben.

Mit den Exponentenparametern erhalten wir die diagonalen Einträge von \mathbf{P}^k

$$P_{ii}^k = \alpha_i^k \left[\tilde{\gamma}_i^k \tilde{\delta}_i^k \phi_i^k + \tilde{\gamma}_i^k \delta_i^k (\gamma_i^k \chi_{ii}^k \lambda_{ii}^k + \psi_i^k) - \tilde{\rho}_i^k \tilde{\sigma}_i^k \mu_i^k - \tilde{\rho}_i^k \sigma_i^k \left(\beta_{ii}^k \psi_i^k + \sum_n \beta_{ni} \lambda_{ni} [(\gamma_n^k - 1) \chi_{ni}^k + 1] \right) \right], \quad (10.40)$$

und die nicht-diagonalen Einträge

$$P_{ij}^k = \alpha_i^k \left[\tilde{\gamma}_i^k \delta_i^k \gamma_i^k \chi_{ij}^k \lambda_{ij}^k - \tilde{\rho}_i^k \sigma_i^k \left(\beta_{ji}^k \psi_j^k + \sum_n \beta_{ni} \lambda_{nj}^k (\gamma_n^k - 1) \chi_{nj}^k \right) \right]. \quad (10.41)$$

Die Matrizen \mathbf{C}^{kl} haben die diagonalen Einträge

$$C_{ii}^{kl} = \alpha_i^k [\rho_i^{lk} \omega_i^{lk} - \nu_i^{kl} \hat{\omega}_i^{kl}] \quad (10.42)$$

und die nicht-diagonalen Einträge

$$C_{ij}^{kl} = \alpha_i^k [\rho_i^{lk} \kappa_{ij}^{lk} - \nu_i^{kl} \hat{\kappa}_{ij}^{kl}]. \quad (10.43)$$

Analog haben die Matrizen $\hat{\mathbf{C}}^{kl}$ mit getauschten Skalenparametern die diagonalen Einträge

$$\hat{C}_{ii}^{kl} = \alpha_i^k [\nu_i^{lk} \omega_i^{lk} - \rho_i^{kl} \hat{\omega}_i^{kl}] \quad (10.44)$$

und die nicht-diagonalen Einträge

$$\hat{C}_{ij}^{kl} = \alpha_i^k [\nu_i^{lk} \kappa_{ij}^{lk} - \rho_i^{kl} \hat{\kappa}_{ij}^{kl}]. \quad (10.45)$$

Parameter	Interpretation
Exponenten	
ϕ_i^k	Sensitivität der Primärproduktion von Spezies i in Habitat k auf die eigene Population
γ_i^k	Sensitivität der Jagd von Spezies i in Habitat k auf die insgesamt verfügbare Beutebiomassendichte
λ_{ij}^k	Exponent des Beutewechsels, Sensitivität der Jagd von Spezies i auf eine spezifischen Beutepopulation j in Habitat k
ψ_i^k	Sensitivität der Jagd von Spezies i in Habitat k auf die eigene Population
μ_i^k	Sensitivität des intrinsischen Verlusts von Spezies i in Habitat k auf die eigene Population
ω_i^{kl}	Sensitivität der Dispersion von Spezies i von Habitat l zu k auf die eigene Biomassendichte im Ausgangshabitat
$\hat{\omega}_i^{kl}$	Sensitivität der Dispersion von Spezies i von Habitat l zu k auf die eigene Biomassendichte im Zielhabitat
κ_{ij}^{kl}	Sensitivität der Dispersion von Spezies i von Habitat l zu k auf die Biomassendichte von Spezies j im Ausgangshabitat
$\hat{\kappa}_{ij}^{kl}$	Sensitivität der Dispersion von Spezies i von Habitat l zu k von der Biomassendichte von Spezies j im Zielhabitat
Skalen	
α_p^k	Lokaler Biomassenfluss von Spezies i in Habitat k
α_{ci}^k	Biomassenfluss durch Dispersion von Spezies i in Habitat k
σ_i^k	Anteil am lokalen Verlust von Spezies i in Habitat k durch Jagd
$\tilde{\sigma}_i^k$	Anteil am lokalen Verlust von Spezies i in Habitat k durch intrinsische Verluste
β_{ji}^k	Relativer Beitrag von Spezies j zum lokalen Verlust von Spezies i in Habitat k durch Jagd
δ_i^k	Anteil am lokalen Wachstum von Spezies i in Habitat k durch Jagd
$\tilde{\delta}_i^k$	Anteil am lokalen Wachstum von Spezies i in Habitat k durch Primärproduktion
χ_{ji}	Relativer Beitrag von Spezies i zur Beute von Spezies j in Habitat k
ν_i^k	Anteil zum gesamten Wachstum von Spezies i in Habitat k durch Dispersion
$\tilde{\nu}_i^k$	Anteil zum gesamten Wachstum von i in Habitat k durch Lokaldynamik
ρ_i^k	Anteil zum gesamten Verlust von Spezies i in Habitat k durch Dispersion
$\tilde{\rho}_i^k$	Anteil zum gesamten Verlust von Spezies i in Habitat k durch Lokaldynamik
η_i^{kl}	Anteil am Biomassenfluss durch Dispersion von Spezies i durch den Link zwischen Habitat l und k

Tabelle 10.1.: Generalisierte Parameter für das Meta-Nahrungsnetz.

10.1.3. Diffusives Gleichgewicht in homogenen Zuständen

Für eine homogene Populationsgrößen müssen sich der ein- und ausgehende Biomassenfluss ausgleichen:

$$\tilde{\gamma}_i^k \alpha_i^k = \tilde{\rho}_i^k \alpha_i^k \quad (10.46)$$

und außerdem

$$\gamma_i^k \alpha_i^k = \rho_i^k \alpha_i^k. \quad (10.47)$$

Daher erhalten wir

$$\tilde{\gamma}_i^k = \tilde{\rho}_i^k \quad (10.48)$$

und

$$\gamma_i^k = \rho_i^k. \quad (10.49)$$

Daher definieren wir den lokalen Biomassenfluss:

$$\alpha_{p_i}^k = \tilde{\gamma}_i^k \alpha_i^k = \tilde{\rho}_i^k \alpha_i^k, \quad (10.50)$$

Damit sich der Biomassenfluss durch Dispersion ausgleicht, nehmen wir an, dass der Biomassenfluss durch jeden Link des räumlichen Netzes gleich ist. Der Biomassenfluss durch jeden Link hebt sich dann auf:

$$\alpha_{C_i}^{kl} = \gamma_i^{kl} \alpha_i^k = \rho_i^{kl} \alpha_i^k. \quad (10.51)$$

Mit diesen Definitionen gilt $\mathbf{C}^{kl} = \hat{\mathbf{C}}^{kl}$ und die Definitionen der Matrizen \mathbf{P}^k und \mathbf{C}^{kl} können umgeschrieben werden. Die Matrix für die Lokaldynamik ist gegeben durch

$$P_{ii}^k = \alpha_{p_i}^k \left[\tilde{\delta}_i^k \phi_i^k + \delta_i^k (\gamma_i^k \chi_{ii}^k \lambda_{ii}^k + \psi_i^k) - \tilde{\sigma}_i^k \mu_i^k - \sigma_i^k \left(\beta_{ii}^k \psi_i^k + \sum_n \beta_{ni} \lambda_{ni} [(\gamma_n^k - 1) \chi_{ni}^k + 1] \right) \right] \quad (10.52)$$

und

$$P_{ij}^k = \alpha_{p_i}^k \left[\delta_i^k \gamma_i^k \chi_{ij}^k \lambda_{ij}^k - \sigma_i^k \left(\beta_{ji}^k \psi_j^k + \sum_n \beta_{ni}^k \lambda_{nj}^k (\gamma_n^k - 1) \chi_{nj}^k \right) \right]. \quad (10.53)$$

Die Matrix für Dispersions-Vorgänge ist gegeben durch

$$C_{ii}^{kl} = \alpha_{C_i}^{kl} [\gamma_i^{lk} \omega_i^{lk} - \gamma_i^{kl} \hat{\omega}_i^{kl}], \quad (10.54)$$

und

$$C_{ij}^{kl} = \alpha_{C_i}^{kl} [\gamma_i^{lk} \kappa_{ij}^{lk} - \gamma_i^{kl} \hat{\kappa}_{ij}^{kl}]. \quad (10.55)$$

10.1.4. Struktur der Jacobi-Matrix und Berechnung der Eigenwerte

Wir verwenden drei verschiedene Typen von Matrizen, um die Jacobi-Matrix zu konstruieren. Die Matrizen \mathbf{P}^k beschreiben die lokale Dynamik innerhalb eines Habitats, während die Matrizen \mathbf{C}^{kl} und $\hat{\mathbf{C}}^{kl}$ die Kopplung zwischen den Habitaten l und k beschreiben, die durch Dispersion entsteht. Die Jacobi-Matrix wird mit diesen Matrizen konstruiert als:

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} \ddots & & & & \\ & \mathbf{P}^k - \sum_m \mathbf{C}^{km} & \dots & & \hat{\mathbf{C}}^{kl} \\ & \vdots & \ddots & \vdots & \\ & \hat{\mathbf{C}}^{lk} & \dots & \mathbf{P}^l - \sum_m \mathbf{C}^{lm} & \\ & & & & \ddots \end{pmatrix}. \quad (10.56)$$

Der betrachtete Fixpunkt ist dann stabil, wenn alle Eigenwerte dieser Matrix negative Realteile haben. Wenn der betrachtete Fixpunkt homogen ist, hängen die Blockmatrizen nicht mehr von den Indizes ab und die Matrizen \mathbf{C} und $\hat{\mathbf{C}}$ sind gleich. In diesem Fall kann die Jacobi-Matrix mit der Einheitsmatrix \mathbf{I} und der Laplace-Matrix \mathbf{L} geschrieben werden als:

$$\mathbf{J} = \mathbf{I} \otimes \mathbf{P} - \mathbf{L} \otimes \mathbf{C} . \quad (10.57)$$

Wie in Kapitel 9 in den Gleichungen (9.12) bis (9.16) gezeigt wird, können die Eigenwerte einer Jacobi-Matrix dieser Form berechnet werden, indem man zunächst die Eigenwerte κ der Laplace-Matrix des räumlichen Graphen berechnet:

$$\mathbf{L}\mathbf{p} = \kappa\mathbf{p} \quad (10.58)$$

und anschließend die Eigenwerte des reduzierten Eigenwertproblems für alle κ berechnet:

$$(\mathbf{P} - \kappa\mathbf{C}) \cdot \mathbf{q} = \lambda_\kappa \mathbf{q} . \quad (10.59)$$

Die Eigenvektoren der Jacobi-Matrix sind dann

$$\mathbf{v} = \mathbf{p} \otimes \mathbf{q} . \quad (10.60)$$

Obwohl die Funktionen und Fixpunkte unbekannt sind, können die Exponenten- und Skalenparameter, die in die Jacobi-Matrix eingehen, direkt im Kontext des Systems interpretiert werden und können daher auch direkt gemessen oder durch theoretische Erwägungen gewählt werden. Siehe hierzu die Publikationen von Gross *et al.* [38, 39] und Tabelle 10.1 für Details. Da verschiedene Fixpunkte durch verschiedene Werte der Skalen- und Exponentenparameter bestimmt werden, kann sich deren Stabilität unterscheiden.

Im Kontext dieser Arbeit betrachten wir die Stabilität homogener Fixpunkte. Das bedeutet, wir betrachten Zustände in denen alle Habitate durch dieselben Parameter bestimmt sind und dieselben Biomassendichten besitzen. Eine diffusionsgetriebene Instabilität liegt dann vor, wenn ein solcher Zustand ohne Diffusion stabil ist, diese Stabilität aber verliert, wenn eine Kopplung durch Diffusion zwischen den Habitaten hinzugefügt wird.

10.2. Parametrisierung des Modells

Im Folgenden nehmen wir an, dass alle Habitate identisch sind und daher $P_{ij}^k = P_{ij}^l$ für alle k und l in N . Außerdem nehmen wir zur Vereinfachung an, dass alle generalisierten Parameter, die nicht von den Fressbeziehungen oder der Körpermasse abhängen für alle Spezies gleich sind, also beispielsweise $\phi_i^k = \phi_j^k \equiv \phi$. Generalisierte Parameter, die wie β_i^k von den Fressbeziehungen abhängen, werden durch das erzeugte Nahrungsnetz bestimmt. Weiterhin nehmen wir an, dass die Skalenparameter des Biomassenflusses mit dem Nischenwert skalieren, der stellvertretend für die Körpermasse verwendet wird [51]: $\alpha_{P_i}^k = 10^{-2n_i}$ und $\alpha_{C_i}^k = 10^{-4n_i}$. Die verbleibenden freien Parameter für das lokale Nahrungsnetz sind ϕ , γ , λ , ψ und μ . Die in der Kopplungsmatrix \mathbf{C} enthaltenen Dispersionsparameter sind ω , $\tilde{\omega}$, κ und $\tilde{\kappa}$.

11. Diffusionsgetriebene Instabilitäten in Meta-Nahrungsnetzen

Im vorherigem Kapitel wurde gezeigt, dass das generalisierte Meta-Nahrungsnetzmodell zu der Klasse von Systemen gehört, auf welche die Ergebnisse aus Kapitel 9 zutreffen. Wir können also die Eigenwerte berechnen, indem wir Gleichung (9.16) verwenden.

Gleichung (9.16) hat die nützliche Eigenschaft, dass die Struktur des räumlichen Netzes nur durch die Eigenwerte der Laplace-Matrix eingeht. Man kann sagen, dass jeder Eigenwert κ_i eine Menge von Eigenwerten der Jacobi-Matrix erzeugt, die unabhängig von den anderen Eigenwerten der Laplace-Matrix ist. Das bedeutet, dass Gleichung (9.16) eine Master-Stability-Funktion definiert: Sind nur Informationen über das lokale System bekannt, also \mathbf{P} und \mathbf{C} , so kann man den führenden Eigenwert λ_{\max} berechnen, den man für einen gegebenen Eigenwert der Laplace-Matrix κ erhält [6, 87]. Die resultierende Funktion $S(\kappa) = \text{Re}[\lambda_{\max}(\kappa)]$ ist dann die Master-Stability-Funktion des gegebenen Meta-Nahrungsnetzes.

Da die Stabilität voraussetzt, dass die Realteile aller Eigenwerte der Jacobi-Matrix negativ sind, wird das System instabil, wenn einer der Eigenwerte κ der Laplace-Matrix in ein Intervall fällt, in dem die Master-Stability-Funktion positiv ist. Im Folgendem bezeichnen wir diese Regionen als „verboten“, da diese Regionen vermieden werden müssen, wenn die lokale Stabilität erhalten bleiben soll. Der Verlust von Stabilität, der dadurch entsteht, wenn ein Eigenwert in eine dieser Regionen fällt, ist analog zu dem Auftreten von Musterbildung, also Turing-Bifurkationen und Wave-Instabilitäten, im kontinuierlichem Raum.

11.1. Stabilität kleiner Nahrungsnetze

Betrachtet man die Stabilität des 4-Spezies-Nahrungsnetzes, das in Abbildung 6.1 gezeigt ist, erhält man die Master-Stability-Funktion, die in Abbildung 11.1 dargestellt ist. Die Details zum in der Abbildung verwendeten Modell finden sich im Unterabschnitt 11.1.1. Da die Funktion nur vom lokalen Netzwerk und der Art der Kopplung abhängt, ist sie unabhängig vom räumlichen Netzwerk, in welches das System eingebettet ist. Allerdings haben die Laplace-Matrizen von verschiedenen räumlichen Netzen unterschiedliche Spektren, die an anderen Stellen der Master-Stability-Funktion liegen und somit zu anderen Stabilitäten führen.

Die Stabilität des Nahrungsnetzes mit den Eigenwerten der Laplace-Matrix zu verbinden ist interessant, weil die Abhängigkeit des Spektrums der Laplace-Matrix von der Topologie relativ gut verstanden ist [74]. Die Master-Stability-Funktion bietet daher die Gelegenheit zu verstehen, wie die Stabilität von Netzwerk-Reaktions-Diffusions-Systemen und der Verlust eben dieser von den topologischen Eigenschaften abhängt.

Die Laplace-Matrix ist positiv-semidefinit und hat mindestens einmal den Eigenwert 0. Daher beinhaltet das Spektrum von \mathbf{J} immer eine Menge von Eigenwerten, die durch $\kappa = 0$ erzeugt werden und den Eigenwerten von \mathbf{P} entspricht. Das zeigt, dass der homogene Zustand in einem Meta-Nahrungsnetz nur dann stabil sein kann, wenn der entsprechende Zustand des nicht-räumlichen Systems stabil ist.

Es wurden numerisch die Master-Stability-Funktionen für verschiedene zufällig erzeugte Nahrungsnetze berechnet. In kleineren Netzen mit bis zu fünf Spezies wurden in der Regel Master-Stability-Funktionen mit recht einfachen Formen gefunden. Dabei ist die Master-Stability-Funktion entweder (i) positiv bei $\kappa = 0$, (ii) überall negativ oder (iii) wechselt einmal im betrachteten Intervall von negativ zu positiv für ein einzelnes $\kappa^* > 0$ (siehe beispielsweise Abbildung 11.1). Die ersten beiden der genannten Fälle gehören zu Nahrungsnetzen, die unabhängig von räumlichen Netz (i) instabil oder (ii) stabil sind, während im dritten Fall (iii) das System stabil ist, wenn alle Eigenwerte der Laplace-Matrix ausreichend klein sind, das heißt $\kappa_i < \kappa^*$.

Die Diffusionskonstante allgemein zu erhöhen streckt das Spektrum der Laplace-Matrix. In einem System der Klasse (iii) ist daher das Auftreten von Instabilitäten wahrscheinlicher, wenn die Kopplung stärker ist. Das zeigt, dass dicht verknüpfte Landschaften, die in der Ökologie als förderlich angenommen werden, zur Instabilität des homogenen stationären Zustands in Nahrungsnetzen der Klasse (iii) führen können. Diese Instabilität ist nicht unbedingt schädlich, da sie zu stabilen räumlichen Mustern und somit zu Heterogenität führen kann, von der im Endeffekt die Diversität des Systems profitiert [107].

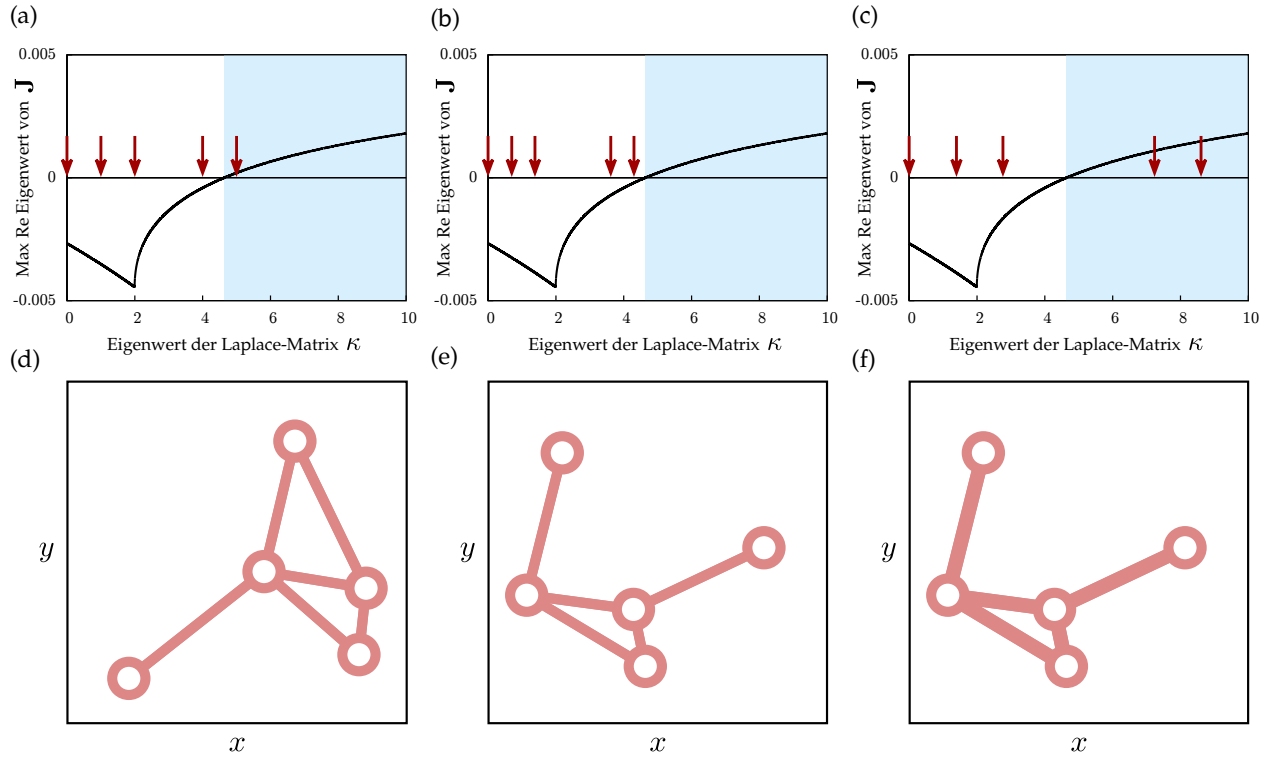


Abbildung 11.1.: Master-Stability-Funktion (MSF) für Meta-Nahrungsnetze. Gezeigt sind MSFs (a–c) und räumliche Netze (d–f) für das gleiche lokale Nahrungsnetz (aus Abbildung 6.1) und die gleiche Kopplungsmatrix C (siehe Gleichung (10.7)). Die Master-Stability-Funktion setzt den führenden Eigenwert der Jacobi-Matrix des Meta-Nahrungsnetzes mit den Eigenwerten der Laplace-Matrix des räumlichen Systems in Verbindung. Das Meta-Nahrungsnetz ist stabil, wenn kein Eigenwert der Laplace-Matrix (Pfeile) in Intervalle (blau) fallen, in denen die MSF positiv ist. Die Plots (a), (b) und (c) unterscheiden sich nur durch die unterschiedlichen Spektren der verschiedenen Laplace-Matrizen, da in allen Fällen das gleiche lokale Nahrungsnetz verwendet wird und die MSF somit gleich bleibt. Mit einer räumlichen Topologie (a, d) ist das System instabil, mit einer Anderen (b, c) stabil. Erhöht man allerdings das Gewicht der Verbindungen und somit die Stärke der Kopplung, so wird das System instabil, da das Spektrum der gewichteten Laplace-Matrix gestreckt wird (c, f) und dadurch zwei der Eigenwerte in den instabilen Bereich fallen. Die Details zum in der Abbildung verwendeten Modell befinden sich inklusive der Kopplungsmatrix C und den gewichteten Laplace-Matrizen der räumlichen Netze in Abschnitt 11.1.1.

11.1.1. Details für das in Abbildung 11.1 verwendete Modell

Für Abbildung 11.1 wurden Nischennetze mit vier Spezies und einer Konnektivität C von 0.33 ± 0.01 generiert aus denen eines ausgewählt wurde, dessen Struktur dem aus Abbildung 6.1 entspricht. Die Nischenwerte des verwendeten Netzes sind in Tabelle 11.1 aufgelistet. Die Matrix \mathbf{P} ist gegeben durch die Gleichungen (10.52) und (10.53). Die Parameter in \mathbf{P} sind $\phi = 0.5$, $\gamma = 0.95$, $\lambda = 1$, $\psi = 1.5$ und $\mu = 1.0$.

Wir nehmen an, dass die Habitate durch diffusive Dispersion verbunden sind. Daher ist die Kopplungsmatrix \mathbf{C} diagonal:

$$\mathbf{C} = \begin{pmatrix} 10^{-4 \cdot n_1} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 10^{-4 \cdot n_2} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 10^{-4 \cdot n_3} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 10^{-4 \cdot n_4} \end{pmatrix}, \quad (11.1)$$

Die Einträge von \mathbf{C} skalieren mit den inversen Nischenwerten und somit mit den inversen Körpermassen. Größere Spezies breiten sich also langsamer aus als kleine Spezies. Das passiert zum Beispiel, wenn sich kleinere Spezies passiv durch Wind oder Wasser verteilen können, während größere Spezies Energie aufwenden müssen, um sich aktiv fortzubewegen, territorialer sind oder es schwerer haben physische Barrieren zu überwinden.

Die gewichtete Laplace-Matrix \mathbf{L} für das erste räumliche Netz aus Abbildung 11.1 (a, d) ist gegeben durch

$$\mathbf{L} = c \cdot \begin{pmatrix} 2 & -1 & -1 & 0 & 0 \\ -1 & 4 & -1 & -1 & -1 \\ -1 & -1 & 3 & -1 & 0 \\ 0 & -1 & -1 & 2 & 0 \\ 0 & -1 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \quad (11.2)$$

und die gewichtete Laplace-Matrix, die in Abbildungen 11.1 (b, e) und Abbildung 11.1 (c, f) verwendet wurde, ist gegeben durch

$$\mathbf{L} = c \cdot \begin{pmatrix} 1 & 0 & -1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & -1 & 0 \\ -1 & 0 & 3 & -1 & -1 \\ 0 & -1 & -1 & 3 & -1 \\ 0 & 0 & -1 & -1 & 2 \end{pmatrix}. \quad (11.3)$$

In Abbildung 11.1 (a, b) ist die Kopplungsstärke $c = 0.045$, während in Abbildung 11.1 (c) die Kopplung mit $c = 0.09$ doppelt so stark ist. Daraus folgt, dass durch die stärkere Kopplung auch die Eigenwerte κ entsprechend doppelt so groß sind.

Die Eigenwerte λ_κ der vollständigen Jacobi-Matrix hängen mit den Eigenwerten κ der Laplace-Matrix \mathbf{L} über die folgende Gleichung zusammen:

$$(\mathbf{P} - \kappa \mathbf{C}) \cdot \mathbf{q} = \lambda_\kappa \mathbf{q}. \quad (11.4)$$

Den Plot der Master-Stability-Funktion erhält man, indem man diese Gleichung für alle $\kappa \in [0, \kappa_{max}]$ löst und den Realteil des führenden Eigenwerts $\text{Re}[\lambda_{max}(\kappa)]$ aufträgt. Um die Stabilität des Meta-Nahrungsnetzes für ein gegebenes räumliches Netz zu bestimmen, sind nur die Eigenwerte κ der entsprechenden Laplace-Matrix \mathbf{L} relevant.

11.2. Stabilität größerer Nahrungsnetze

Die Analyse von kleinen Nahrungsnetzen wie dem aus Abbildung 11.1 hat relativ einfache Master-Stability-Funktionen gezeigt, die sehr ähnlich zu den Master-Stability-Funktionen von Modellen gekoppelter Oszillatoren ist. Betrachtet man aber größere Nahrungsnetze und insbesondere Nahrungsnetze mit Kreuz-Diffusion, so kann man wesentlich kompliziertere Funktionen erhalten.

Abbildung 11.2 zeigt zwei Beispiele für Meta-Nahrungsnetze mit 20 Spezies und die zugehörigen Master-Stability-Funktionen. Die Funktionen zeigen ein komplexes Muster von stabilen und instabilen Intervallen, dass sich einer einfachen Klassifikation widersetzt. An dieser Stelle könnte man nun untersuchen, durch welche Übergänge verbotene Regionen entstehen oder verschwinden, aber das würde den Rahmen der vorliegenden Arbeit sprengen.

Für die Ökologie sind Master-Stability-Funktionen ernüchternd, da sie zeigen, dass es keine einfachen Regeln gibt, die die Stabilität eines Netzwerks bestimmen. Die einzige Ausnahme ist vielleicht, dass in hinreichend schwach gekoppelten Systemen die Eigenwerte der Laplace-Matrix um 0 clustern. Da die Master-Stability-Funktion kontinuierlich ist, gibt es immer eine kritische Kopplungsstärke, unterhalb derer die Stabilität des schwach gekoppelten Systems identisch mit der Stabilität des isolierten Systems ist.

Ohne einfache Regeln für die Stabilität von Meta-Nahrungsnetzen müssen in der Ökologie verschiedene Nahrungsnetze und verschiedene räumliche Netzwerke individuell untersucht werden. Die hier vorgestellte Methode kann hierbei einen Beitrag leisten.

11.2.1. Details für das in Abbildung 11.2 verwendete Modell

Für Abbildung 11.2 wurden Nischennetze mit $S = 20$ Spezies und der Konnektivität $C = 0.15 \pm 0.01$ erzeugt. In der Matrix \mathbf{P} für das Nahrungsnetz wurden die Parameter $\phi = 0.5$, $\gamma = 0.75$, $\lambda = 1$, $\psi = 1.0$ und $\mu = 1.0$ gesetzt.

Die globale Kopplungsstärke wurde für Abbildung 11.2 (a) auf $c = 0.045$ und für Abbildung 11.2 (b) auf $c = 0.09$ gesetzt. Für die Kopplung zwischen den Habitaten wurde keine reine Diffusion verwendet. Die Kopplungsmatrix \mathbf{C} enthält nicht-diagonale Einträge, die eine Form adaptiver Dispersion beschreiben. In diesem Fall bedeutet das, dass Räuber ihrer Beute folgen und Beutespezies ihre Räuber meiden. Daher hat für ein Räuber-Beute-Paar (i, j) die Untermatrix \mathbf{C}_{ij} die Form:

$$\mathbf{C}_{ij} = \begin{pmatrix} 10^{-4 \cdot n_i} & a \cdot 10^{-4 \cdot n_i} \\ -a \cdot 10^{-4 \cdot n_j} & 10^{-4 \cdot n_j} \end{pmatrix}, \quad (11.5)$$

mit $a = 17.22$ für Abbildung 11.2 (a) und $a = 0.178$ für Abbildung 11.2 (b). Alle anderen nicht-diagonalen Einträge von \mathbf{C} sind Null. Die Parameter, die genutzt wurden um die Nahrungsnetze zu erzeugen, sind in den Tabellen 11.2 und 11.3 gelistet.

i	1	2	3	4
n_i	0.97	0.34	0.91	0.12
c_i	0.42	0.17	0.43	0.06
r_i	0.74	0.34	0.49	0.11

Tabelle 11.1.: Nischenwerte n_i , Fressbereiche r_i und Fresszentren c_i für das lokale Nahrungsnetz aus Abbildung 11.1 gerundet auf zwei Dezimalstellen.

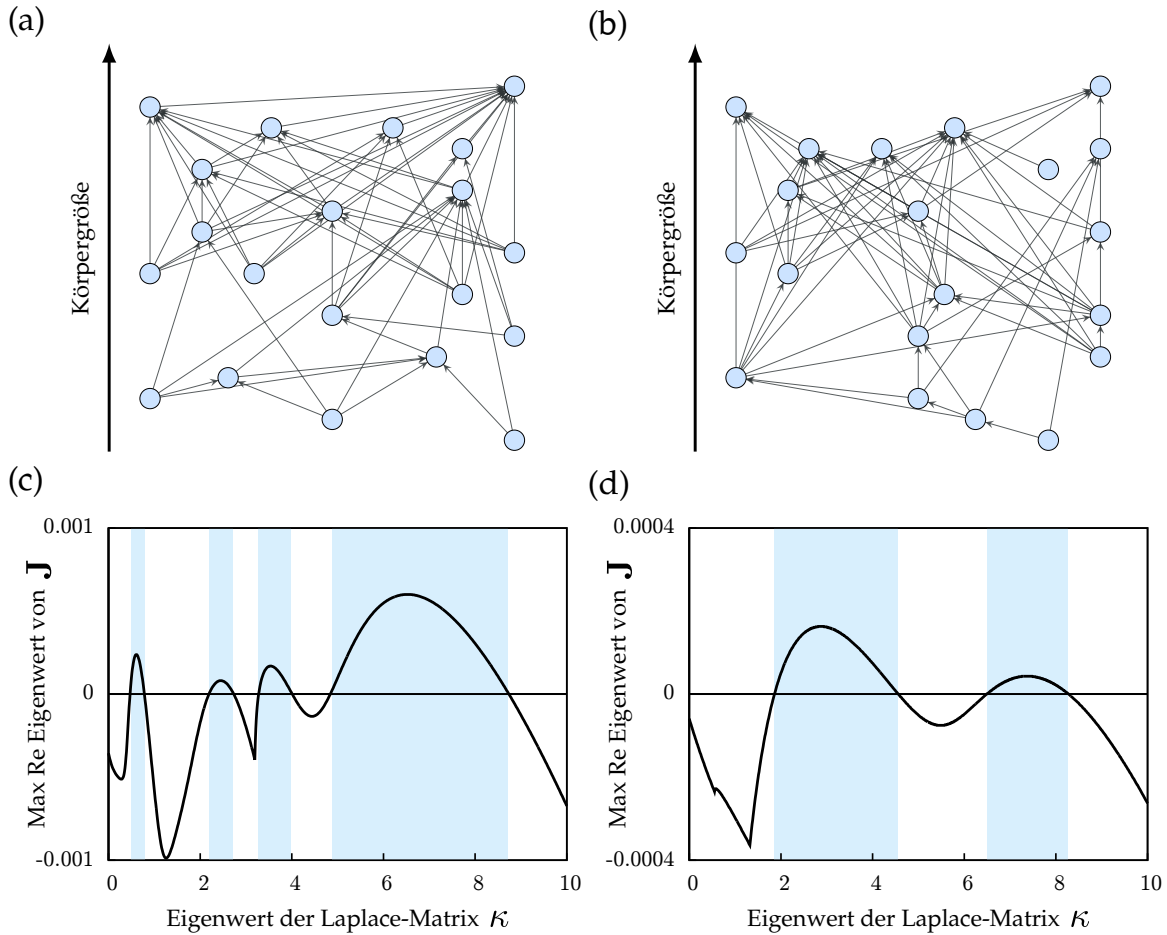


Abbildung 11.2.: Komplexe Master-Stability-Funktionen (MSFs). (a, b) Gezeigt sind zwei Beispiele für Nahrungsnetze mit 20 Spezies (blaue Kreise) die über Räuber-Beute-Interaktionen verbunden sind (Pfeile). Die Kopplungsmatrix C wurde so konstruiert, dass Räuber bevorzugt Patches mit wenig Beute verlassen und Beute entsprechend Patches mit vielen Räubern. Die entsprechenden MSFs ((c) für (a) und (d) für (b)) haben mehrere verbotene Intervalle (blau), in denen die MSF positiv ist. Die Details zu den in der Abbildung verwendeten Nahrungsnetzen finden sich in Abschnitt 11.2.1.

i	1	2	3	4	5	6	7
n_i	0.02	0.69	0.12	0.20	0.54	0.81	0.58
r_i	0.00	0.51	0.02	0.18	0.00	0.18	0.03
c_i	0.010	0.275	0.060	0.100	0.490	0.650	0.115
i	8	9	10	11	12	13	14
n_i	0.65	0.56	0.54	0.51	0.74	0.81	0.80
r_i	0.23	0.03	0.03	0.02	0.17	0.09	0.26
c_i	0.525	0.245	0.235	0.420	0.555	0.495	0.340
i	15	16	17	18	19	20	
n_i	0.88	0.46	0.10	0.19	0.83	0.31	
r_i	0.53	0.12	0.02	0.06	0.25	0.02	
c_i	0.595	0.260	0.080	0.110	0.615	0.150	

Tabelle 11.2.: Nischenwerte, Fressbereiche und Fresszentren für das lokale Nahrungsnetz, das in Abbildung 11.2 (a) gezeigt wird.

i	1	2	3	4	5	6	7
n_i	0.41	0.97	0.55	0.95	0.46	0.55	0.85
r_i	0.23	0.49	0.22	0.75	0.20	0.27	0.01
c_i	0.245	0.345	0.480	0.485	0.120	0.265	0.595
i	8	9	10	11	12	13	14
n_i	0.74	0.98	0.03	0.66	0.01	0.05	0.93
r_i	0.16	0.18	0.02	0.06	0.00	0.02	0.43
c_i	0.600	0.74	0.01	0.320	0.010	0.040	0.595
i	15	16	17	18	19	20	
n_i	0.53	0.38	0.49	0.70	0.76	0.93	
r_i	0.41	0.03	0.30	0.07	0.12	0.24	
c_i	0.305	0.035	0.260	0.455	0.550	0.120	

Tabelle 11.3.: Nischenwerte, Fressbereiche und Fresszentren für das lokale Nahrungsnetz, das in Abbildung 11.2 (b) gezeigt wird.

11.3. Spektrum und lokalisierte Moden

Zuvor wurden ausführlich die Analogien zwischen Reaktions-Diffusions-Systemen im kontinuierlichen Raum und auf Netzwerken diskutiert. Allerdings gibt es Unterschiede im Spektrum des entsprechenden Laplace-Operators.

Für kontinuierliche räumliche Gebiete sind die Eigenmoden des Laplace-Operators typischerweise delokalisierte Funktionen wie trigonometrische Funktionen oder Bessel-Funktionen. Im Vergleich dazu hat der diskrete Laplace-Operator für Netzwerke eine komplexere Struktur und der Hauptteil der Eigenmoden ist lokalisiert [22, 29, 83].

Um das darzustellen, betrachten wir zufällige geometrische Graphen [24], die ein generisches Modell für räumliche Netzwerke darstellen. Sie bestehen aus Knoten, die zufällig in einem Quadrat verteilt werden. Jeder Knoten wird mit allen Knoten verbunden, die innerhalb einer festgelegten Reichweite liegen. Die Reichweite der Verbindungen wird mit der Zahl N der Knoten des Graphen skaliert:

$$R = \frac{r}{\sqrt{N}}, \quad (11.6)$$

wobei der Parameter r die unskalierte Reichweite des zufälligen geometrischen Graphen ist.

Das Maß, in dem ein Eigenvektor lokalisiert ist, kann durch die Partizipationszahl [56, 121] quantifiziert werden. Diese wird auch in der Quantenmechanik als Maß für die Lokalisierung verwendet. Sie spiegelt in etwa die Zahl der Knoten wieder, für die der Eigenvektor über eine signifikante Amplitude verfügt. Die Partizipationszahl PZ für einen normierten Eigenvektor $\mathbf{q} = (q_1, \dots, q_N)^T$ ist gegeben durch:

$$PZ = \frac{1}{\sum_{i=1}^N |q_i|^4} \quad (11.7)$$

In Abbildung 11.3 wird ein Beispiel für einen zufälligen geometrischen Graphen mit 500 Knoten, der mit einer unskalierten Reichweite von $r = 1.4$ generiert wurde, dargestellt. In dem Graphen sind exemplarisch die Amplituden für einen lokalisierten Eigenvektor farblich eingezeichnet. Der lokalisierte Eigenvektor verfügt nur in einem kleinen Gebiet über Knoten mit signifikantem Eintrag. In dem Beispielsystem haben mehr als 150 Moden eine Partizipationszahl kleiner als 10 und mehr als 200 weitere Moden eine Partizipationszahl zwischen 10 und 20 (siehe Abbildung 11.4). Mehr als die Hälfte der Eigenvektoren ist also auf Clustern lokalisiert die weniger als 4% der Knoten beinhalten.

Im Kontext von Reaktions-Diffusions-Systemen implizieren lokalisierte Moden zwei Dinge:

- Der entsprechende Eigenwert ist nur für die Struktur im Cluster sensitiv. Daher liefert der Eigenwert Informationen zu lokalen Eigenschaften des Clusters.
- Wenn der Eigenwert in einer verbotenen Region liegt und somit eine dynamische Instabilität erzeugt, dann ist diese Instabilität zumindest zu Beginn auf das Cluster beschränkt, in dem die entsprechende Eigenmode lokalisiert ist.

Diese Eigenschaften von Netzwerken machen es möglich Systeme zu konstruieren, deren Dynamik sensitiv auf lokale topologische Eigenschaften reagiert. Dies wird noch einmal kurz in der Diskussion zu diesem Teil der Arbeit aufgegriffen.

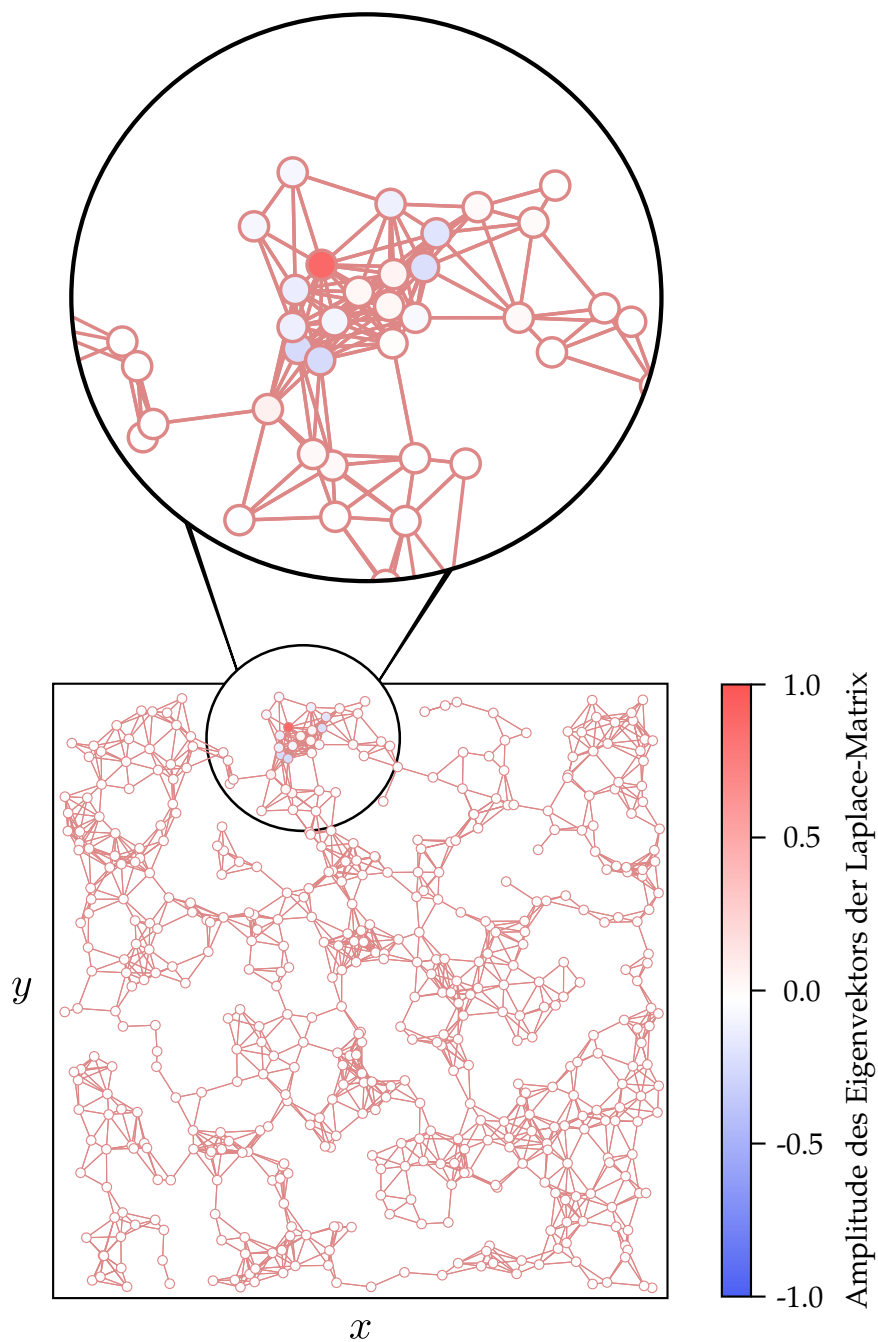


Abbildung 11.3.: Lokalisierter Eigenvektor am Beispiel eines zufälligen geometrischen Graphen mit 500 Knoten. Die Amplitude des lokalisierten Eigenvektors ist farblich kenntlich gemacht. Die wesentlichen Beiträge beschränken sich auf das in der Abbildung vergrößerte Gebiet, das nur einen kleinen Teil der Knoten des Graphen enthält.

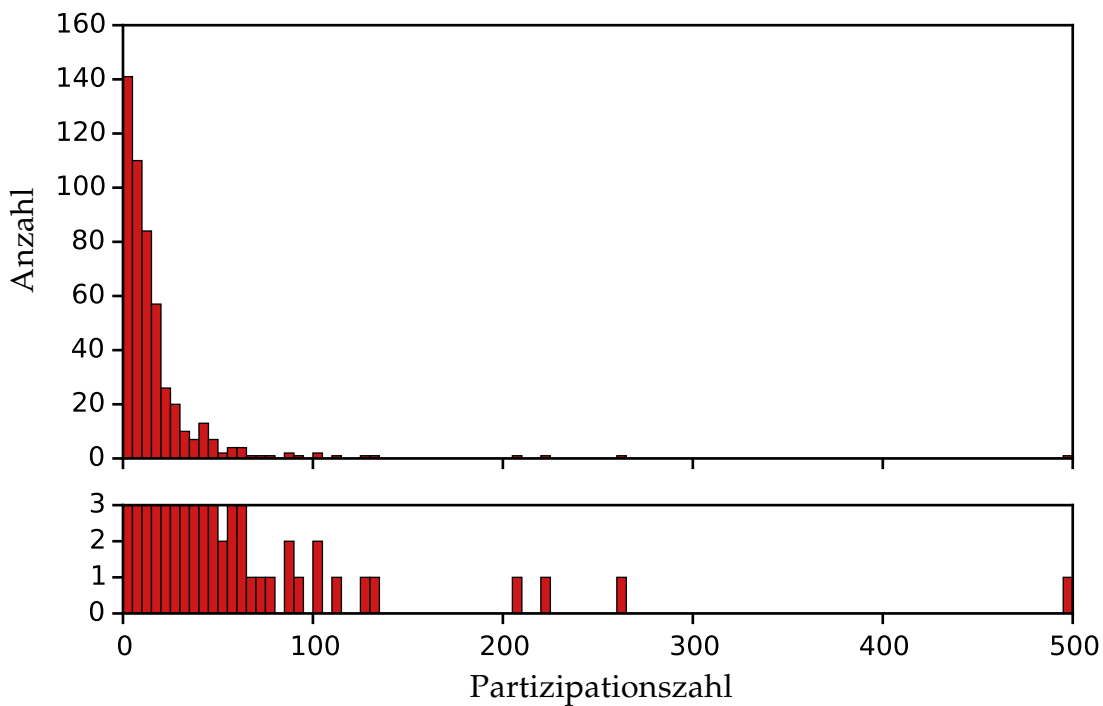


Abbildung 11.4.: Lokalisierung der Eigenvektoren. Die Zahl der Knoten mit signifikanter Amplitude einer Eigenmode kann durch die Partizipationszahl quantifiziert werden. Gezeigt wird hier ein Histogramm für die Partizipationszahlen der Eigenvektoren der Laplace-Matrix für das Beispiel des zufälligen geometrischen Graphen mit 500 Knoten aus Abbildung 11.3. Unten ist der Bereich mit geringer Anzahl vergrößert dargestellt. Es zeigt sich, dass der Hauptteil der Eigenvektoren nur wenige Knoten betrifft. Nur vier der insgesamt 500 Eigenvektoren haben signifikante Einträge für mehr als 200 Knoten. Auch im Bereich zwischen 100 und 200 Knoten liegen nur fünf Eigenvektoren.

11.4. Numerische Bestätigung und Verhalten im instabilen Bereich

Die theoretischen Ergebnisse wurden numerisch durch Diagonalisierung der Jacobi-Matrix und durch Simulation von spezifischen dynamischen Modellen getestet. Die theoretischen und numerischen Resultate stimmen überein. Außerdem hat sich gezeigt, dass in Systemen, in denen der homogene Zustand instabil ist, das System oft einen heterogenen Zustand anstrebt, für den die Variablen der verschiedenen räumlichen Knoten durch den Eigenvektor der instabilen Mode qualitativ vorhergesagt werden können.

Während die Mathematik nahe legt, dass das System den instabilen Zustand in eine Richtung verlässt, die dem führenden Eigenwert entspricht [40], gibt es keinen bekannten Grund, warum der Eigenvektor weitere Informationen liefern sollte, nachdem das System den Zustand verlassen hat, um den das System linearisiert wurde. In niedrig-dimensionalen Systemen beobachtet man typischerweise, dass das System auf einen anderen Attraktor zuläuft, der weit entfernt vom instabilen Zustand liegt. Während solch katastrophale Änderungen des Zustands auch in den hier vorgestellten Netzwerk-Reaktions-Diffusions-Systemen auftreten, wurde auch in einem großen Teil der Simulationen beobachtet, dass das entstehende heterogene Muster eine große Übereinstimmung mit der instabilen Mode zeigt.

Ein Beispiel für ein System, in dem sich nach einer Turing-Bifurkation ein stationäres Muster ausbildet, ist in Abbildung 11.5 gezeigt. In dem gezeigten Beispiel spiegelt der Eigenvektor der Laplace-Matrix das räumliche Muster wieder. In Abbildung 11.6 wird der Eigenvektor der Laplace-Matrix zu verschiedenen Zeitpunkten mit dem räumlich inhomogenen Zustand eines oszillierenden Systems verglichen, das eine Wave-Instabilität erfahren hat. Das räumliche Muster bei maximaler Auslenkung der Oszillation ist in Abbildung 11.7 gezeigt. Die Details der für die Abbildungen verwendeten Modellsysteme finden sich in den folgenden Unterabschnitten.

Der Unterschied zwischen dem System mit dem stationären Muster und dem oszillierenden System zeigt sich auch an den zugehörigen Master-Stability-Funktionen. Während die Master-Stability-Funktion für das System mit dem stationären Muster für den entsprechenden Eigenwert der Laplace-Matrix reell ist (siehe Abbildung 11.8 (a)), verfügt die Master-Stability-Funktion für das oszillierende System über einen von Null verschiedenen Imaginärteil (siehe Abbildung 11.8 (b)).

Wenn ein reeller führender Eigenwert sein Vorzeichen von negativ zu positiv wechselt, erfährt das System eine Turing-Instabilität. Wenn dagegen der führende Eigenwert komplex ist, tritt eine Wave-Instabilität auf. Eine Wave-Instabilität führt zumindest in den Transienten zu raumzeitlichen Oszillationen.

Eine Animation des oszillierenden Systems kann unter dem folgenden Link abgerufen werden:

- <http://eco.fkp.physik.tu-darmstadt.de/drossel/brechtel/animationOSC-de.gif>

Zudem findet man unter dem folgenden Link die Animation für ein entsprechendes System in englischer Sprache, die bereits in Brechtel *et al.* (2018) [15] gezeigt wurde:

- <http://eco.fkp.physik.tu-darmstadt.de/drossel/gramlich/animation.gif>

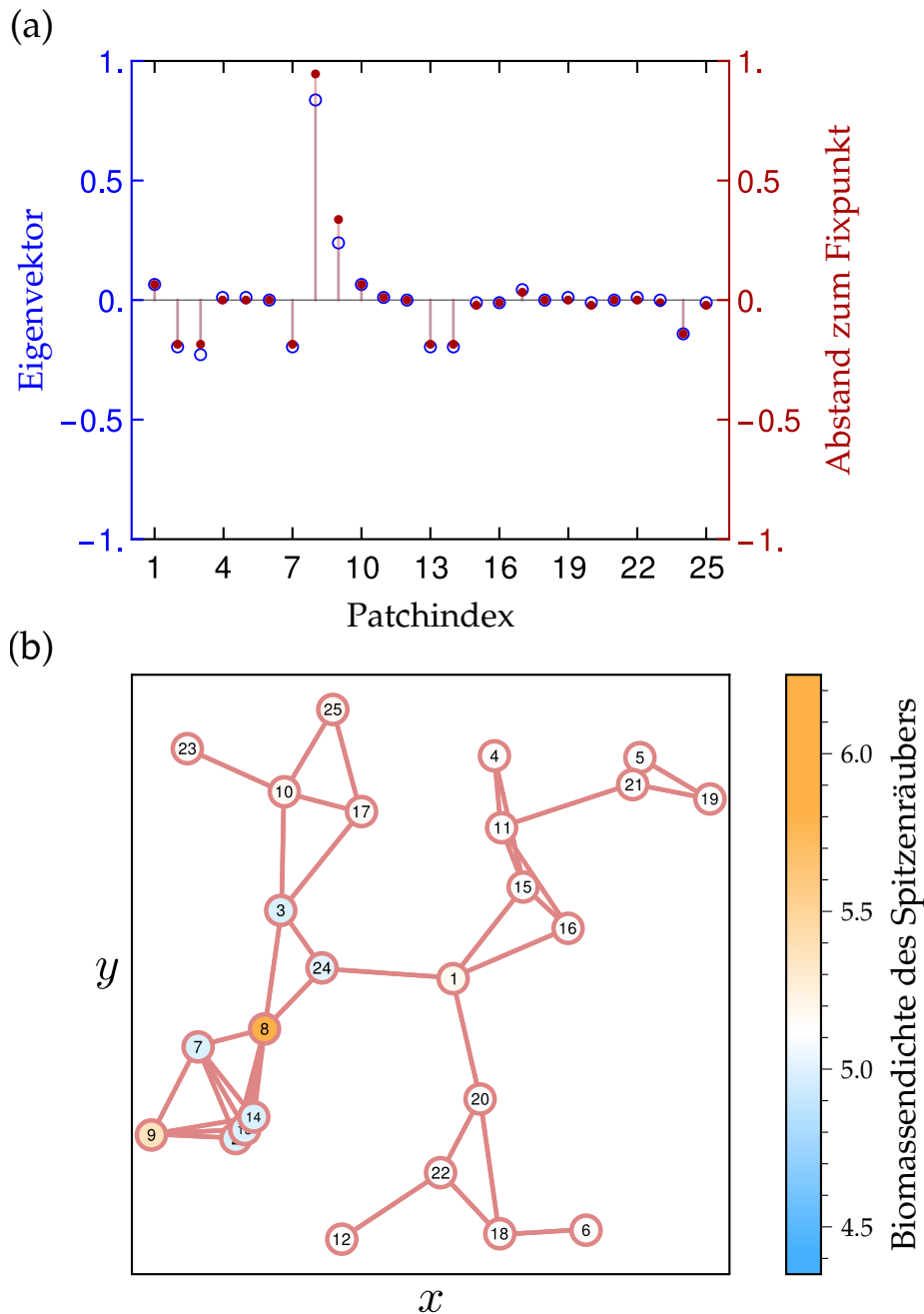


Abbildung 11.5.: Bildung von Räumlichen Mustern. **(b)** Gezeigt ist ein System mit gegebener räumlicher Topologie. Einer der Eigenwerte der Laplace-Matrix liegt in einer verbotenen Region, in der die Master-Stability-Funktion positiv ist (siehe Abbildung 11.8 (a)). Daher verlässt das System den homogenen Zustand und bewegt sich in Richtung eines nicht-homogenen Zustands. Die Differenz der Dichte des Top-Prädators zwischen dem inhomogenen und dem homogenen Zustand sind farblich kenntlich gemacht. Der größte Unterschied und somit der Wirkungsbereich der Instabilität beschränkt sich auf ein relativ kleines Gebiet. In den Fällen, in denen das System einen Zustand anstrebt, der in der Nähe des homogenen Zustands liegt, ist der Eigenvektor der instabilen Eigenmode ein Indikator für den Endzustand des Systems. **(a)** Ein Vergleich zwischen dem Eigenvektor und dem Endzustand des Beispielsystems zeigt eine gute Übereinstimmung zwischen dem Eigenvektor (blaue offene Kreise) und der beobachteten Abweichung vom homogenen Zustand (rote Punkte). Im Allgemeinen kann diese Genauigkeit allerdings nicht garantiert werden. Das hier gezeigte Beispiel zeigt eine Turing-Instabilität, da der führende Eigenwert reell ist. Ist der führende Eigenwert dagegen komplex, so handelt es sich um eine Wave-Instabilität.

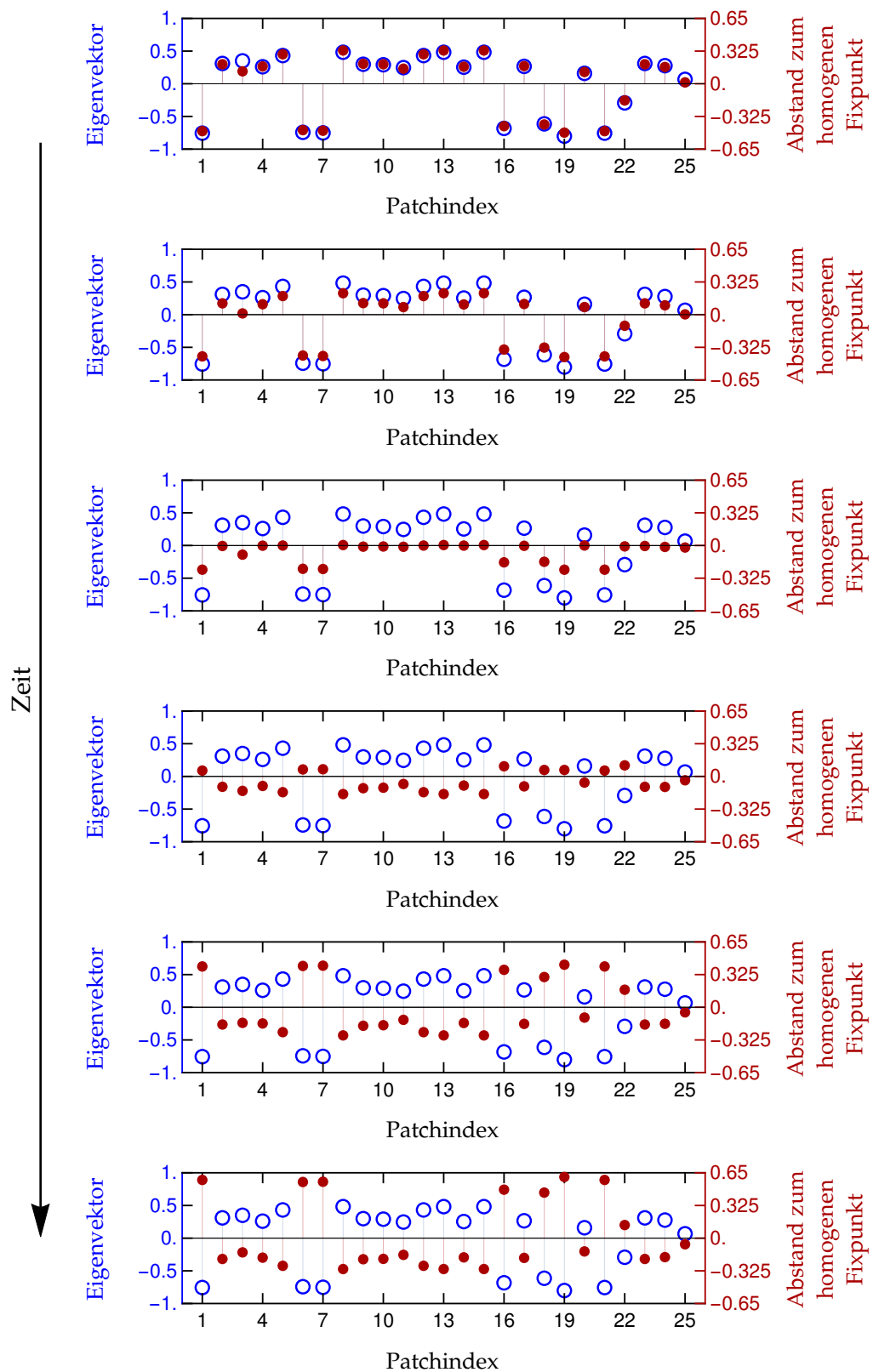


Abbildung 11.6.: Schnappschüsse aus einer halben Periode der Oszillation. Gezeigt ist der Vergleich zwischen dem Eigenvektor der instabilen Mode (blaue, offene Kreise) und der Abweichung der Population des Spitzenräubers vom Fixpunkt (rote Punkte).

11.4.1. Details für das in Abbildung 11.5 verwendete Modell

Als räumliche Netze werden zufällige geometrische Graphen (RGG) verwendet (siehe Kapitel 5). Für den RGG mit $N = 25$ Knoten aus Abbildung 11.5 wurde $r = 1.3$ gesetzt. Dabei wurde ein zusammenhängender Graph ausgewählt.

Für Abbildung 11.5 wurde ein 5-Spezies-Nahrungsnetz manuell konstruiert. Die dazugehörigen Nischenwerte sind in Tabelle 11.4 aufgelistet. Die Konnektivität des Netzes beträgt $C = 0.25$. Die Fressbeziehungen sind durch die gewichtete Adjazenzmatrix des lokalen Netzes definiert:

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 \end{pmatrix}. \quad (11.8)$$

Spezies 1 und 2 sind Primärproduzenten. Die Räuber jagen ihre Beuten zu gleichen Teilen. Das resultierende Nahrungsnetz wird in Abbildung 11.9 (a) gezeigt.

Die Gleichungen der Populationsdynamik für die expliziten Simulationen sind:

$$\begin{aligned} \dot{X}_i^k = & G_i^k(X_i^k) - M_i^k(X_i^k) + F_i^k(X_1^k, \dots, X_S^k) - \sum_j \frac{R_{ji}^k(X_i^k) F_j^k(T_j^k, X_j^k)}{T_j^k(X_1^k, \dots, X_S^k)} \\ & + \sum_l \left[E_i^{kl}(X_1^k, \dots, X_S^k, X_1^l, \dots, X_S^l) - E_i^{lk}(X_1^l, \dots, X_S^l, X_1^k, \dots, X_S^k) \right], \end{aligned} \quad (11.9)$$

mit den Funktionen

$$G_i^k(X_i^k) = s_i X_i^k, \quad (11.10)$$

$$M_i^k(X_i^k) = p_i X_i^k + q_i X_i^{k2}, \quad (11.11)$$

$$\begin{aligned} F_i^k(X_1^k, \dots, X_S^k) &= \frac{\sum_j a_i A_{ij} X_i^k X_j^k}{1 + \sum_j a_i h_i A_{ij} X_j^k} \\ &= F_i^k(T_i^k, X_i^k) = \frac{a_i T_i^k X_i^k}{1 + a_i h_i T_i^k}, \end{aligned} \quad (11.12)$$

$$R_{ij}^k = A_{ij} X_j^k, \quad (11.13)$$

$$T_i^k(X_1^k, \dots, X_S^k) = \sum_j A_{ij} X_j^k, \quad (11.14)$$

$$E_i^{kl}(X_i^l) = c_i^{kl} X_i^l. \quad (11.15)$$

Die Funktion für die Rate der Jagd $F_i^k(X_i^k)$ basiert auf der funktionalen Antwort vom Holling-Typ-2. Dispersion $E_i^{kl}(X_i^k)$ und Primärproduktion $G_i^k(X_i^k)$ sind linear proportional zu den entsprechenden Populationen, während die intrinsischen Verluste M_i^k eine Kombination von linearen und quadratischen Termen sind. R_{ij}^k ist der relative Beitrag von Spezies j zur Beute, die von Spezies i konsumiert wird. T_i^k ist die gesamte Biomassendichte, die Spezies i als Beute zur Verfügung steht. Die Adjazenzmatrix A_{ij} enthält die Informationen über die Fressbeziehungen. Der Dispersionsterm E_i^{kl} skaliert linear mit der Populationsdichte. Es handelt sich also um diffusive Dispersion. Die expliziten Parameter werden in Tabelle 11.5 aufgelistet. Die Körpermasse wird berechnet mit

$$m_i = 10^{3n_i}. \quad (11.16)$$

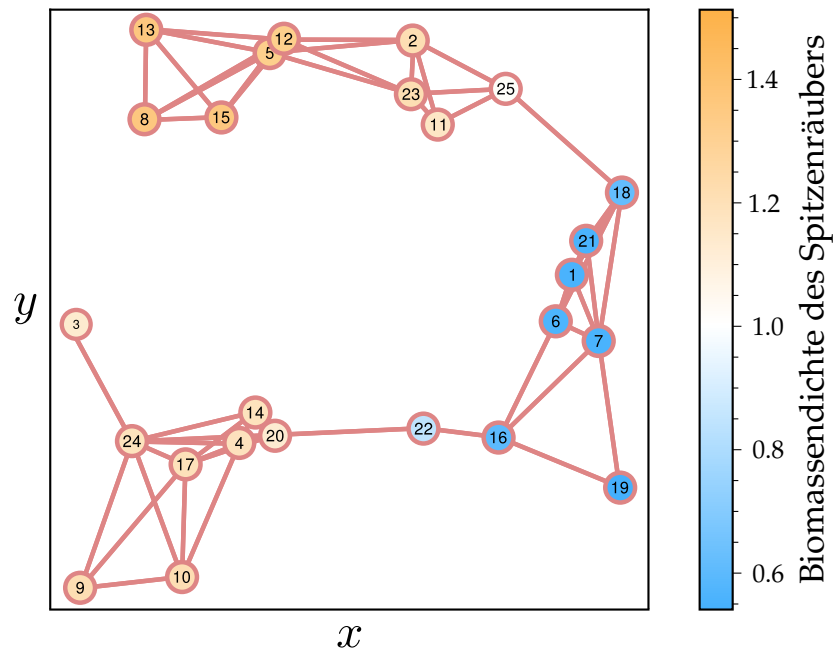


Abbildung 11.7.: Schnappschuss des räumlichen Musters des oszillierenden Systems. Der Zeitpunkt entspricht dem ersten Schnappschuss aus Abbildung 11.6. Die zugehörige Master-Stability-Funktion ist zusammen mit dem Spektrum des hier gezeigten räumlichen Graphen in Abbildung 11.8 (b) gezeigt.

i	1	2	3	4	5
n_i	0.2	0.3	0.4	0.4	0.7

Tabelle 11.4.: Nischenwerte für das Nahrungsnetz aus Abbildung 11.5.

Parameter	Bedeutung	Wert
a_i	Angriffsrate der Räuber	$4 \cdot m_i^{-0.25}$
h_i	Handhabungszeit der Räuber	$0.26 \cdot m_i^{-0.25}$
p_i	Koeffizient des linearen Verlusts	$0.52 \cdot m_i^{-0.25}$
q_i	Koeffizient des quadratischen Verlusts	$0.34 \cdot m_i^{-0.25}$
c_i	Diffusionskoeffizient	$10^{-3} \cdot m_i^{0.75}$
s_i	Koeffizient der Primärproduktion	$4.5 \cdot m_i^{-0.25}$

Tabelle 11.5.: Parameter der expliziten Funktionen aus Gleichungen (11.10) bis (11.15) und deren Werte die in den Simulationen verwendet wurden. Der Parameter s_i ist nur für Primärproduzenten von Null verschieden.

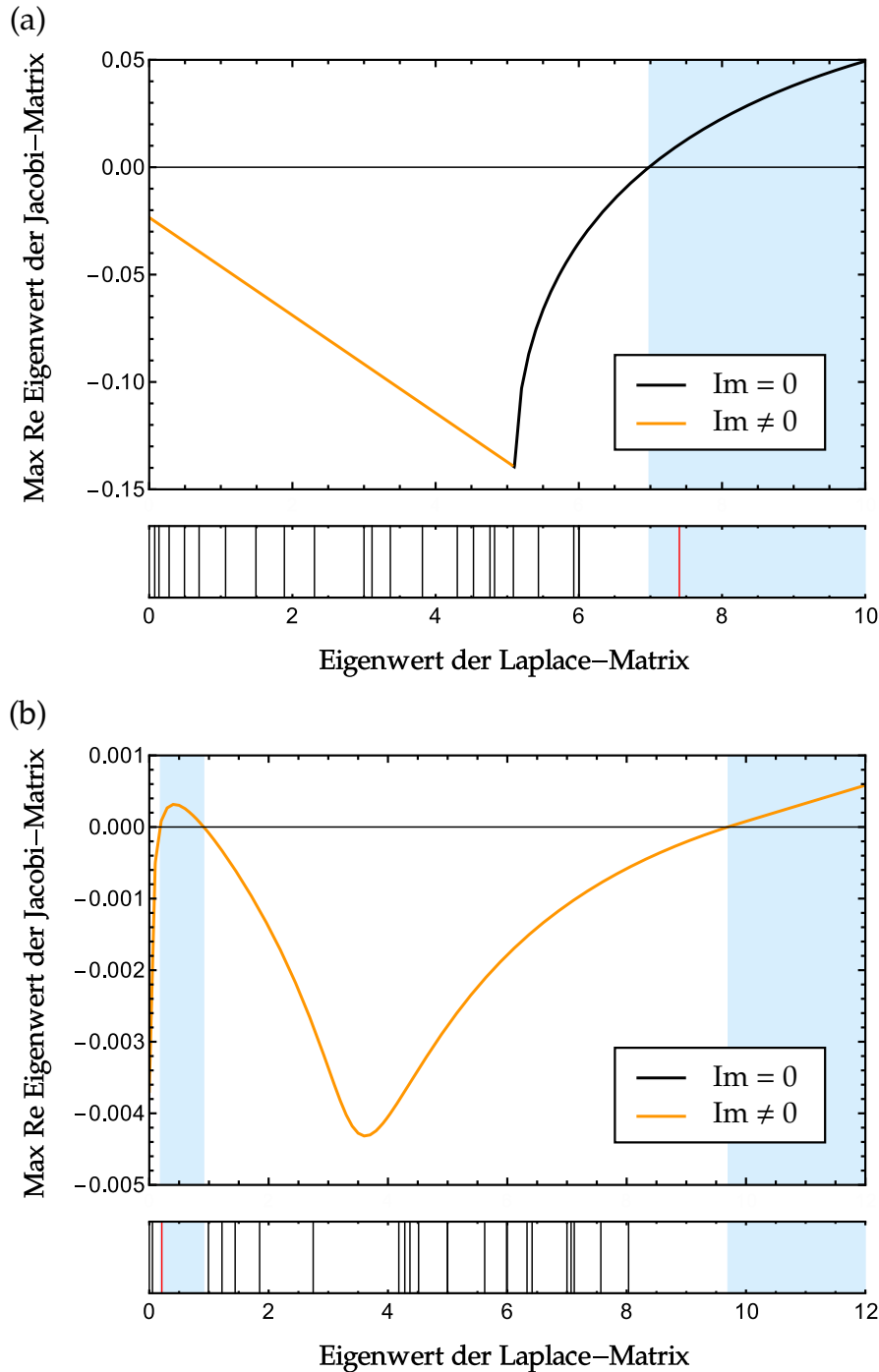


Abbildung 11.8.: Plot der Master-Stability-Funktion (MSF) zusammen mit dem Spektrum der Laplace-Matrix des räumlichen Graphen. Die instabilen Intervalle sind blau unterlegt. Die Eigenwerte der Laplace-Matrix sind als senkrechte Striche eingezeichnet. Es liegt je ein rot hervorgehobener Eigenwert in einem Instabilen Bereich. Wenn der führende Eigenwert des Systems über einen Imaginärteil verfügt, handelt es sich bei der entsprechenden Mode um eine oszillierende Mode. Bei einem reellen Eigenwert stellt sich ein stationäres Muster ein. Wenn der führende Eigenwert reell ist, ist dieser schwarz dargestellt, komplexe Eigenwerte sind gelb eingezeichnet. **(a)** MSF und Spektrum des Systems aus Abbildung 11.5, das ein stationäres Musters annimmt. Der Eigenwert, der den Nulldurchgang vollführt, ist rein reell. **(b)** MSF und Spektrum des oszillierenden Systems aus den Abbildungen 11.6 und 11.7. Der Eigenwert, der den Nulldurchgang durchführt, verfügt über einen Imaginärteil.

Um die Dynamik des Systems nach dem Auftreten der Instabilität zu untersuchen, wurden Trajektorien in der Nähe des instabilen homogenen Fixpunktes simuliert, bis Langzeitverhalten eingetreten ist. Für diese Simulationen wurden die Anfangswerte zufällig mit einem maximalen relativen Abstand von 0.001 zum homogenen Fixpunkt gewählt.

11.4.2. Details für das oszillierende System

Das Nahrungsnetz des oszillierenden Systems wurde mit dem Nischenmodell erzeugt und dessen Struktur ist in Abbildung 11.9 (b) dargestellt. Das explizite Modell wurde an die generalisierten Parameter $\phi = 0.5$, $\gamma = 0.75$, $\psi = 1.5$, und $\mu = 1.0$ angepasst. Die Parameter, die sich für die verschiedenen Spezies unterscheiden, sind in Tabelle 11.6 aufgelistet. Die Diffusionskoeffizienten sind definiert durch:

$$c_i = 10 \cdot 10^{-8n_i}. \quad (11.17)$$

Die Gleichungen der Populationsdynamik sind:

$$\dot{x}_i^k = \alpha_{p_i}^k \left[\tilde{\delta}_i^k g_i^k(x_i^k) + \delta_i^k f_i^k(t_i^k, x_i^k) - \tilde{\sigma}_i^k m_i^k(x_i^k) - \sigma_i^k \sum_j \beta_{ji}^k d_{ji}^k(x_1^k, \dots, x_S^k) \right] - \sum_l L^{kl} c_i x_i^l, \quad (11.18)$$

mit

$$g_i^k(X_i^k) = (x_i^k)^\phi, \quad (11.19)$$

$$m_i^k(X_i^k) = (x_i^k)^\mu, \quad (11.20)$$

$$f_i^k(X_i^k, \dots, x_S^k) = t_i^k (x_i^k)^\psi \frac{1+K}{t_i^k + K}, \quad (11.21)$$

$$d_{ij}^k = (x_i^k)^\psi x_j^k \frac{1+K}{t_i^k + K}, \quad (11.22)$$

$$t_i^k(x_1^k, \dots, x_S^k) = \sum_j A_{ij} x_j^k, \quad (11.23)$$

wobei

$$K = \frac{\gamma}{1-\gamma}. \quad (11.24)$$

i	1	2	3	4	5
n_i	0.042	0.865	0.990	0.614	0.257
α_{p_i}	0.824	0.019	0.010	0.0592	0.306
$\tilde{\delta}_i$	0	1	1	1	1
σ_i	0.512	0.000	0.000	0.495	0.668
(i, j)	(2, 5)	(3, 4)	(4, 5)	(5, 1)	sonst
β_{ij}	0.457	1.000	0.543	1.000	0.000
A_{ij}	1	1	1	1	0

Tabelle 11.6.: Parameter für das Nahrungsnetz des oszillierenden Systems.

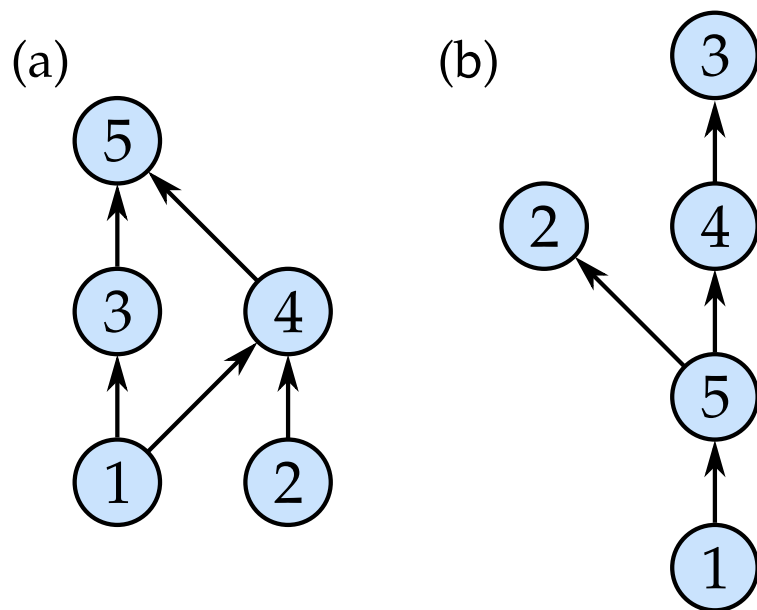


Abbildung 11.9.: Nahrungsnetze mit $S = 5$ Spezies. Die Pfeile zeigen die Richtung des Biomassenflusses. **(a)** Nahrungsnetz, das in Abbildung 11.5 verwendet wird. Spezies 1 und 2 sind die Primärproduzenten und Spezies 5 ist der Spitzenräuber. **(b)** Nahrungsnetz, das für die animierten Oszillationen verwendet wurde. Spezies 1 ist der Primärproduzent und Spezies 3 der Spitzenräuber.

12. Diskussion

In diesem Teil der Arbeit wurde ein Ansatz für die Analyse von diffusionsgetriebenen Instabilitäten im diskreten Raum vorgestellt, der auf Master-Stability-Funktionen basiert. Dafür wurde zunächst die Analogie zwischen Reaktions-Diffusions-Systemen im kontinuierlichen Raum und in Netzwerken herausgearbeitet. Durch diese Analogie lassen sich diffusionsgetriebene Instabilitäten in Netzwerken auf die gleiche Weise verstehen, wie im kontinuierlichen Raum. Da es leichter ist die Eigenvektoren für Laplace-Matrizen großer Netzwerke zu berechnen als die Eigenfunktionen für Laplace-Operatoren auf komplizierten kontinuierlichen räumlichen Gebieten zu bestimmen, könnte man sogar sagen, dass die Analyse für Netzwerke einfacher ist. Dennoch haben Netzwerke ein komplexeres Spektrum, das lokalisierte Moden beinhaltet, wodurch lokalisierte Muster entstehen können. Der für Netzwerke vorgestellte Ansatz funktioniert dabei nicht nur für rein diffusive Ausbreitung, sondern auch für komplexere Formen der Ausbreitung mit Kreuzabhängigkeiten zwischen den Populationen verschiedener Spezies in den Ausgangs- beziehungsweise Zielpatches.

Zur Veranschaulichung wurde der vorgestellte Ansatz auf ein generalisiertes Meta-Nahrungsnetzmodell angewendet. Dieses nichtlineare Modell beschreibt eine Menge von Spezies, die über Räuber-Beute-Beziehungen interagieren und sich auf einem räumlichen Netzwerk ausbreiten. Auch wenn in dem Modell angenommen wurde, dass sich alle Spezies über das gleiche räumliche Netzwerk ausbreiten, kann dies mit unterschiedlichen Raten passieren. Die Ausbreitungsraten können wiederum dynamisch von den lokalen Bedingungen abhängen. Ein Beispiel dafür sind Formen der adaptiven Ausbreitung, bei denen Beutespezies ihre Räuber meiden und Räuber ihrer Beute folgen.

Die Analyse kleiner Nahrungsnetze hat gezeigt, dass in einer breiten Klasse von Systemen eine starke räumliche Kopplung den homogenen stationären Zustand destabilisieren und damit zu Musterbildung führen kann. Außerdem wurde gezeigt, dass große Nahrungsnetze komplexe Master-Stability-Funktionen aufweisen können, sodass keine einfachen Regeln für die Stabilität homogener Zustände dieser Systeme angegeben werden können. In der Anwendung müssen einzelne Systeme dementsprechend separat im Detail untersucht werden. Daher werden effiziente Ansätze, wie der hier vorgestellte, benötigt. Außerdem haben wir gesehen, dass der Eigenvektor einer instabilen Mode in bestimmten Fällen als Indikator für das räumliche Muster dienen kann.

Reaktions-Diffusions-Systeme auf Netzwerken können auch als Mutli-Layer-Netze beschrieben werden. Da die Struktur des räumlichen Netzes für die verschiedenen Spezies identisch ist, handelt es sich dabei um eine vergleichsweise einfache Klasse von Systemen. Dennoch können auch schon Systeme mit dieser Einschränkung eine große Komplexität aufweisen, was durch das gezeigte Meta-Nahrungsnetzmodell veranschaulicht wurde.

Desweiteren ist zu betonen, dass der hier gezeigte Ansatz nicht auf die Analyse von Nahrungsnetzen beschränkt ist. Einige mögliche Anwendungen aus der Biologie sind nachstehend aufgeführt:

- In der Spieltheorie wurden die Effekte von Netzwerken für einige Zeit prominent diskutiert [1, 69, 71, 115]. Mit dem vorgestellten Ansatz können beispielsweise Populationsmodelle von Kooperatoren und Defektoren untersucht werden, um zu bestimmen unter welchen Bedingungen die homogene Verteilung der Agenten im Netzwerk instabil wird. Dadurch könnten sich Muster bilden, in denen zum Beispiel lokal besonders gute Bedingungen für Kooperatoren vorliegen.
- In der Epidemiologie wurde die Analyse von homogenen, infektionsfreien Zuständen als Methode vorgeschlagen, um die epidemischen Grenzwerte für einzelne Pathogene zu bestimmen. Es gibt allerdings auch ein Interesse an Ko-Infektions-Modellen mit mehreren Pathogenen. Mit dem vorgestellten Ansatz könnten Master-Stability-Funktionen für große Gemeinschaften von Pathogenen berechnet werden, um

so den Mechanismus von deren Übertragung besser zu verstehen. In diesem Fall würde die Adjazenzmatrix die Laplace-Matrix als räumlichen Operator ersetzen. Der Ansatz lässt sich ohne weiteres daran anpassen.

- In der Zellbiologie könnte der Ansatz genutzt werden, um die Dynamik von Gewebe zu untersuchen, das aus identischen Zellen besteht. Im Speziellen könnte man die Frage stellen, wie metabolische Prozesse oder die Signalisierung zwischen Zellen zu Musterbildung führen können. Im Kontext der synthetischen Biologie könnte das Vorkommen von lokalisierten Eigenmoden in räumlichen Netzen ausgenutzt werden, um Reaktions-Systeme zu erzeugen, bei denen die Musterbildung auf bestimmten topologischen Strukturen lokalisiert ist. So könnte man zum Beispiel Bereiche hervorheben, in denen Zellen besonders dichte Cluster bilden.

Obwohl Master-Stability-Funktionen im Kontext der Synchronisation eine lange Tradition haben, ist deren Anwendung auf stationäre Zustände nicht sonderlich weit verbreitet. Der hier vorgestellte Ansatz hat also ein großes, unangetastetes Potential für die Analyse einer breiten Klasse von Systemen.

Teil IV.

Der Einfluss globaler Spitzenräuber auf die Stabilität von Meta-Nahrungsnetzen

Der Einfluss globaler Spitzenräuber auf die Stabilität von Meta-Nahrungsnetzen

Die stabilisierenden Faktoren in Nahrungsnetzen zu identifizieren ist eine altbekannte Problemstellung mit weitreichenden Implikationen für die Gemeinschaftsökologie und den Naturschutz. In diesem Teil der Arbeit untersuchen wir die Stabilität von räumlich aufgelösten Meta-Nahrungsnetzen mit globalen Räubern, die über große Reichweite verfügen und dadurch das gesamte Meta-Nahrungsnetz als einzelnes Habitat wahrnehmen. Dafür kombinieren wir die generalisierte Methode mit dem Ansatz der Master-Stability-Funktionen, um effizient die asymptotische Stabilität breiter Klassen realistischer Meta-Nahrungsnetze zu untersuchen. Dazu erweitern wir das generalisierte Meta-Nahrungsnetzmodell aus dem vorherigem Teil der Arbeit um die besagten globalen Räuber. Wir zeigen, dass Meta-Nahrungsnetze mit langreichweitigen Spitzenräubern stabiler sind als solche mit lokalisierten Spitzenräubern. Zudem kann das Hinzufügen langreichweitiger, generalistischer Spitzenräuber einen stabilisierenden Effekt haben. Diese Resultate zeigen, wie wichtig der Erhalt von Spitzenräubern für die Stabilität von Nahrungsnetzen ist.

Dieser Teil der Arbeit basiert auf einem Artikel [16], der in Zusammenarbeit mit Thilo Gross und Barbara Drossel geschrieben wurde. Die ursprüngliche Idee kam von Thilo Gross. Barbara Drossel und Thilo Gross haben dazu beigetragen, den Artikel in den wissenschaftlichen Kontext einzuordnen. Der Autor dieser Arbeit hat das Modell entwickelt, alle Simulationen durchgeführt und die gezeigten Abbildungen erstellt. Zudem hat der Autor dieser Arbeit die Ergebnisse diskutiert und in Bezug zu vorherigen Veröffentlichungen gesetzt. Der gesamte Inhalt des Artikels wurde zwischen allen beteiligten Autoren abgestimmt und diskutiert.

13. Einleitung

Die Spezies auf den unterschiedlichen tropischen Ebenen in einem Nahrungsnetz erfüllen verschiedene Funktionen und tragen somit auf unterschiedliche Weise zur Stabilität des Systems bei. Dabei scheinen Spitzenräuber trotz ihrer vergleichsweise geringen Biomasse [17] einen besonders starken Einfluss auf die Stabilität von Nahrungsnetzen zu haben [39, 86, 97]. Spitzenräuber sind oft Generalisten, die für eine Kopplung und den Ausgleich zwischen Biomassen spezialisierter Räuber auf niedrigeren trophischen Ebenen sorgen [96]. Damit wirken sie an der Spitze von langen, schwach verbundenen Schleifen in Nahrungsnetzen, die ebenfalls als stabilisierendes Motiv betrachtet werden [80]. Im vorherigen Teil dieser Arbeit haben wir gesehen, dass die räumliche Struktur einen maßgeblichen Einfluss auf die Stabilität von Meta-Nahrungsnetzen hat. In diesem Teil betrachten wir, welchen Effekt die räumliche Struktur des Systems auf die stabilisierenden Eigenschaften des Spitzenräubers hat.

Dafür erweitern wir das generalisierte Meta-Nahrungsnetzmodell, das wir zuvor verwendet haben, um globale Spezies, die alle Habitate als einzelnes globales Habitat wahrnehmen, in dem sie jagen können. Außerdem erweitern wir den Master-Stability-Funktions-Ansatz, damit sich dieser auf ein solches System mit globalen Spezies anwenden lässt. In den Untersuchungen betrachten wir Systeme, die über eine globale Spezies verfügen, die als Spitzenräuber implementiert wird. Die Struktur der Nahrungsnetze wird mit Hilfe des Nischenmodells erzeugt. Dabei wird die Spezies mit dem größten Nischenwert als Spitzenräuber ausgewählt und gegebenenfalls als globale Spezies hinzugefügt. Als Modell für das räumliche Netzwerk von Habitaten dienen zufällige geometrische Graphen.

Die generalisierte Methode erlaubt es uns eine lineare Stabilitätsanalyse von generischen Ausdrücken für die Biomassenumsatzraten und Elastizitäten durchzuführen. Dadurch ist es möglich breite Klassen von Modellen zu untersuchen, ohne die Interaktionsterme explizit definieren zu müssen. Dazu werden Ensembles von Systemen erzeugt, in denen der Anteil der stabilen Netze berechnet wird. Damit ist es möglich die Stabilität verschiedener Konfigurationen zu vergleichen. Zum einen vergleichen wir Systeme, in denen es einen globalen Spitzenräuber gibt, mit Systemen in denen eben dieser fehlt. Außerdem vergleichen wir Systeme in denen der Spitzenräuber entweder als globale oder als lokale Spezies vorhanden ist.

Wir verifizieren die Resultate, die wir mit Hilfe von Master-Stability-Funktionen für homogene Systeme gewinnen, anhand heterogener Systeme. Da sich für heterogene Systeme der Master-Stability-Funktions-Ansatz nicht anwenden lässt, muss in diesem Fall die vollständige Jacobi-Matrix des Systems numerisch diagonalisiert werden. Wegen des höheren Rechenaufwands werden daher kleinere heterogene Systeme betrachtet.

Das Modell zeigt, dass Systeme mit globalem Spitzenräuber dazu neigen stabiler zu sein, als Systeme mit der gleichen Anzahl an Spezies, bei denen aber alle Spezies lokal sind. Dies ist insbesondere dann der Fall, wenn der globale Räuber über viele verschiedenartige Beuten verfügt, also ein Generalist ist. In diesem Fall übersteigt die Stabilität des Systems mit globalem Spitzenräuber, die eines kleineren Systems, aus dem eben dieser entfernt wurde. Diese Ergebnisse stellen heraus, wie wichtig generalistische Spitzenräuber sind, wenn es um den Erhalt der Stabilität des Systems gegen Störungen geht. Aber damit ein Spitzenräuber seinen stabilisierenden Einfluss voll entfalten kann, muss dieser in der Lage sein sich frei in seinem Einzugsgebiet zu bewegen.

14. Modell

Wir betrachten ein System mit S lokalen Spezies auf N Habitaten und mit S' globalen Spezies. Die lokalen Spezies können sich entsprechend des räumlichen Netzes zwischen den verschiedenen Habitaten ausbreiten, während die globalen Spezies das gesamte räumliche Netz als einzelnes Habitat wahrnehmen und von den Populationen in diesem zehren können. Wir werden uns dabei auf Systeme mit $S' = 1$ globalen Spezies konzentrieren. Die mathematischen Herleitungen werden aber allgemein für unbestimmte S' durchgeführt. Die Biomassendichte der lokalen Spezies i in Habitat k bezeichnen wir mit X_i^k . Die Biomassendichte der globalen Spezies i bezeichnen wir dagegen mit Y_i . Die Gleichungen der Populationsdynamik haben die folgende Form:

$$\dot{X}_i^k = G_{X_i^k}(X_i^k) - M_{X_i^k}(X_i^k) + \varepsilon_{X_i} F_{X_i^k}(\mathbf{X}^k) - \sum_j D_{X_j^k X_i^k}(\mathbf{X}^k) + \sum_l [E_i^{kl}(\mathbf{X}^k, \mathbf{X}^l) - E_i^{lk}(\mathbf{X}^l, \mathbf{X}^k)] - \sum_j D_{Y_j X_i^k}(\mathbf{X}, \mathbf{Y}), \quad (14.1)$$

$$\dot{Y}_i = G_{Y_i}(Y_i) - M_{Y_i}(Y_i) + \varepsilon_{Y_i} \sum_{i,k} F_{Y_i}(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) - \sum_j D_{Y_j Y_i}(\mathbf{X}, \mathbf{Y}), \quad (14.2)$$

dabei ist G die Rate des Wachstums durch primäre Produktion, M die Rate des Verlusts durch Respiration und Mortalität, F die Rate des Wachstums durch Jagd auf andere Spezies, D die Rate des Verlusts durch Bejagung durch andere Spezies und E^{kl} die Rate der Ausbreitung von Habitat l nach Habitat k . Außerdem bezeichnet ε die Umwandlungseffizienz mit der Räuber die Biomasse der gefangenen Beute in eigene Biomasse umwandeln können. Die tiefgestellten Indizes bezeichnen die betroffenen Populationen. Wenn zwei Populationen betroffen sind, gibt die Reihenfolge der Indizes die Richtung des Biomassenflusses von der zweiten zur ersten Population an. Zum Beispiel beschreibt die Funktion $D_{Y_j X_i^k}$ den Verlust der lokalen Spezies i in Habitat k durch Bejagung durch die globale Spezies j . Für dieses allgemeine Gleichungssystem kann man, ohne die Funktionen auf eine bestimmte Form zu beschränken, die Jacobi-Matrix ableiten, um die Antwort des Systems auf Störungen zu untersuchen. Wegen der Unbestimmtheit des Systems enthält die Jacobi-Matrix eine Menge von unbekannten aber direkt interpretierbaren Parametern. Diese Parameter beschreiben die Topologie des Netzwerks, die Skala des Biomassenumsatzes und die Stärke der Nichtlinearitäten im System.

Wir verwenden das Nischenmodell [123] um Nahrungsnetze mit realistischer Topologie zu generieren. In diesem Modell wird jeder Spezies ein Nischenwert und ein Fressintervall zugewiesen, dessen Zentrum unterhalb des Nischenwertes der entsprechenden Spezies liegt. Eine Spezies frisst alle anderen Spezies, deren Nischenwerte sich in dem Fressintervall befinden. Das Beispiel eines Nischennetzes mit fünf Spezies wird in Abbildung 14.2 gezeigt. Eine detaillierte Erklärung des Nischenmodells befindet sich in Kapitel 4. Wir identifizieren die Nischenwerte mit dem Logarithmus der Körpermasse. Das erlaubt uns, eine allometrische Skalierung der Biomassenumsatzraten einzuführen. Wir erzeugen dann Skalen- und Exponentenparameter, wobei wir die Struktur des Nahrungsnetzes berücksichtigen. Die Parameter werden zufällig aus passenden Intervallen gezogen, die auf ökologischen Überlegungen basieren. Siehe hierzu Tabelle 14.2 und Abbildung 14.2. Die verwendeten Intervalle folgen vergangenen Publikationen [36, 38, 94, 128].

Wir verwenden zufällige geometrische Graphen (engl. random geometric graphs) [34] als Modell für die Topologie des räumlichen Netzes. Siehe Kapitel 5 und 14.3 für Details. Wenn es nicht anders angegeben ist, betrachten wir räumlich homogene Systeme, bei denen alle Habitate durch die gleichen Parameter charakterisiert werden und über die gleichen Biomassendichten verfügen. Diese Annahme erlaubt es uns Master-Stability-Funktionen für das System zu konstruieren, wodurch wir eine arbiträre Zahl von räumlichen Habitaten betrachten können.

Um die Master-Stability-Funktion zu konstruieren, betrachten wir zunächst die Form der Jacobi-Matrix

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} \mathbf{J}_X & \mathbf{J}_{XY} \\ \mathbf{J}_{YX} & \mathbf{J}_Y \end{pmatrix}, \quad (14.3)$$

wobei die Indizes X und Y wieder für lokale und globale Spezies stehen. Der erste Block der Jacobi-Matrix \mathbf{J}_X hat, wenn gegeben ist, dass die Fressraten des globalen Räubers linear von der Beutebiomasse abhängen, außerdem die Form

$$\mathbf{J}_X = \mathbf{I} \otimes \mathbf{P}_X - \mathbf{L} \otimes \mathbf{C}_X, \quad (14.4)$$

die Systemen ohne globalen Räuber entspricht [15] und die wir im vorherigem Teil dieser Arbeit betrachtet haben. Dabei ist \otimes das Kroneckerprodukt, \mathbf{I} die Einheitsmatrix passender Größe, \mathbf{P}_X die Jacobi-Matrix eines isolierten Habitats, \mathbf{L} die Laplace-Matrix des räumlichen Netzwerks und \mathbf{C}_X die Linearisierung der Kopplung zwischen den räumlichen Habitaten [15]. Weitere Details und eine Herleitung einer allgemeineren Form, die für globale Räuber mit nichtlinearer Abhängigkeit von den Beutebiomassen gilt, folgen im nächsten Abschnitt. Durch Ausnutzen der Struktur der Jacobi-Matrix können deren Eigenwerte berechnet werden, indem man zunächst die Eigenwerte der Laplace-Matrix des räumlichen Netzwerks und dann die Eigenwerte einer reduzierten Matrix berechnet, in die die Eigenwerte der Laplace-Matrix als Parameter eingehen.

Dieses Vorgehen folgt der gleichen Idee wie der Master-Stability-Funktions-Ansatz, der verwendet wird, um Synchronisation zu untersuchen [14, 87], wird aber wie im vorherigem Abschnitt der Arbeit auf Fixpunkte angewendet. Außerdem wird hier die Erweiterung für globale Spezies durchgeführt.

Der Ansatz der Master-Stability-Funktionen hat viele Vorteile. Er ermöglicht es die Beiträge der räumlichen Struktur zur Dynamik von der lokalen Dynamik des Nahrungsnetzes zu trennen. Dies ermöglicht es ein klareres ökologisches Verständnis für die Ursache auftretender Instabilitäten zu erhalten.

Basierend auf der Trennung von lokaler und geographischer Struktur können präzise Bedingungen formuliert werden, die ein räumliches Netz erfüllen muss, damit ein gegebenes Nahrungsnetz mit dieser räumlichen Struktur stabil ist. Die Funktion, die diese Bedingungen repräsentiert, ist die Master-Stability-Funktion, nach der dieser Ansatz benannt ist.

Ein Nebenprodukt ist, dass der numerische Aufwand, um die Eigenwerte der Jacobi-Matrix zu berechnen, sich drastisch reduziert. In diesem Teil der Arbeit ermöglicht uns das eine solide Statistik für die numerischen Untersuchungen von großen Meta-Nahrungsnetzen mit mehreren Habitaten und Spezies zu erhalten.

Um die Resultate, die auf diese Weise für homogene Systeme erhalten wurden, zu validieren, wurden weitere numerische Analysen von Systemen mit heterogenen Habitaten durchgeführt. In diesem Fall wurde das Spektrum der Jacobi-Matrix direkt durch numerische Diagonalisierung der vollständigen Jacobi-Matrix des Meta-Nahrungsnetzes berechnet. Wegen der Größe der zu diagonalisierenden Matrizen wurden hier kleinere Systeme als im homogenen Fall verwendet.

14.1. Generalisiertes Modell

In diesem Abschnitt folgt die detaillierte Herleitung des generalisierten Modells für Meta-Nahrungsnetze, die über globale Spezies verfügen. Dabei wird das System wieder auf einen homogenen Fixpunkt normiert und die Jacobi-Matrix in Abhängigkeit der auftretenden generalisierten Parameter berechnet. Später wird die Struktur der Jacobi-Matrix dann ausgenutzt, um die Eigenwerte mit einem Master-Stability-Funktions-Ansatz zu berechnen, der für die Anwendung auf das System mit globalen Spezies erweitert wird.

Wir beginnen mit den allgemeinen Gleichungen (14.1) und (14.2) des Modells:

$$\dot{X}_i^k = G_{X_i^k}(X_i^k) - M_{X_i^k}(X_i^k) + \varepsilon_{X_i} F_{X_i^k}(\mathbf{X}^k) - \sum_j D_{X_j^k X_i^k}(\mathbf{X}^k) + \sum_l [E_i^{kl}(\mathbf{X}^k, \mathbf{X}^l) - E_i^{lk}(\mathbf{X}^l, \mathbf{X}^k)] - \sum_j D_{Y_j X_i^k}(\mathbf{X}, \mathbf{Y}), \quad (14.5)$$

$$\dot{Y}_i = G_{Y_i}(Y_i) - M_{Y_i}(Y_i) + \varepsilon_{Y_i} \sum_{i,k} F_{Y_i}(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) - \sum_j D_{Y_j Y_i}(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) \quad (14.6)$$

Wie in Gross *et al.* (2006) [38] wird die Korrelation zwischen dem Verlust der lokalen Beutespezies $D_{X_j^k X_i^k}$ und dem Wachstum des entsprechenden lokalen Räubers $F_{X_j^k}$ beschrieben, indem die insgesamt verfügbare Beutebiomasse, die dem Räuber j in Habitat k zur Verfügung steht, eingeführt wird:

$$T_{X_j^k}(\mathbf{X}^k) = \sum_i R_{X_j^k X_i^k}(X_i^k), \quad (14.7)$$

dabei ist $R_{X_j^k X_i^k}(X_i^k)$ der relative Beitrag von Spezies i in Habitat k zur insgesamt verfügbaren Beutebiomasse von Spezies j im selben Habitat. Die globalen Spezies können andere globale und lokale Spezies in jedem Habitat jagen. Die insgesamt verfügbare Beutebiomasse für die globale Spezies j ist daher:

$$T_{Y_j}(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) = \sum_i R_{Y_j Y_i}(Y_i) + \sum_{i,k} R_{Y_j X_i^k}(X_i^k), \quad (14.8)$$

mit den entsprechenden Beiträgen $R_{Y_j Y_i}(Y_i)$ und $R_{Y_j X_i^k}(X_i^k)$ der Beutepopulationen. Damit kann die Rate der Nahrungsaufnahme der Population der lokalen Spezies j in Habitat k und die der Population der globalen Spezies j geschrieben werden als:

$$F_{X_j^k}(\mathbf{X}^k) = F_{X_j^k}(T_{X_j^k}, X_j^k), \quad (14.9)$$

$$F_{Y_j}(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) = F_{Y_j}(T_{Y_j}, Y_j). \quad (14.10)$$

Die Verluste der lokalen Spezies i durch Jagd durch die lokale Spezies j in Habitat k ist:

$$D_{X_j^k X_i^k}(\mathbf{X}^k) = \frac{R_{X_j^k X_i^k}(X_i^k)}{T_{X_j^k}(\mathbf{X}, \mathbf{Y})} F_{X_j^k}(T_{X_j^k}, X_j^k), \quad (14.11)$$

der Verlust der lokalen Spezies i durch Jagd durch die globale Spezies j in Habitat k ist

$$D_{Y_j X_i^k}(\mathbf{X}^k, \mathbf{Y}) = \frac{R_{Y_j X_i^k}(X_i^k)}{T_{Y_j}(\mathbf{X}, \mathbf{Y})} F_{Y_j}(T_{Y_j}, Y_j), \quad (14.12)$$

und der Verlust der globalen Spezies i durch Jagd durch die globale Spezies j ist

$$D_{Y_j Y_i}(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) = \frac{R_{Y_j Y_i}(Y_i)}{T_{Y_j}(\mathbf{X}, \mathbf{Y})} F_{Y_j}(T_{Y_j}, Y_j). \quad (14.13)$$

14.1.1. Normierung des Modells auf einen Fixpunkt und Definition der Skalenparameter

Wir nehmen an, dass ein positiver Fixpunkt existiert. Die Biomassendichten am Fixpunkt bezeichnen wir mit X_i^{k*} und Y_i^* . Wir normieren alle Biomassendichten und Funktionen in Bezug auf diesen Fixpunkt und bezeichnen diese mit dem entsprechenden Kleinbuchstaben. Zum Beispiel ist $x_i^k = \frac{X_i^k}{X_i^{k*}}$ die normierte Biomassendichte einer lokalen Spezies und $g(x_i^k) = \frac{G(X_i^k)}{G(X_i^{k*})}$ die normierte Wachstumsfunktion. Durch diesen Prozess erhalten wir die normierten Gleichungen für die Populationsdynamik:

$$\begin{aligned} \dot{x}_i^k &= \frac{G_{X_i^k}^*}{X_i^{k*}} g_{X_i^k}(x_i^k) - \frac{M_{X_i^k}^*}{X_i^{k*}} m_{X_i^k}(x_i^k) + \frac{\varepsilon_{X_i} F_{X_i^k}^*}{X_i^{k*}} f_{X_i^k}(t_i^k, x_i^k) - \sum_j \frac{D_{X_j^k X_i^k}^*}{X_i^{k*}} d_{X_j^k X_i^k}(\mathbf{x}^k) \\ &+ \sum_l \left[\frac{E_i^{kl*}}{X_i^{k*}} e_i^{kl}(\mathbf{x}^k, \mathbf{x}^l) - \frac{E_i^{lk*}}{X_i^{k*}} e_i^{lk}(\mathbf{x}^l, \mathbf{x}^k) \right] - \sum_j \frac{D_{Y_j X_i^k}^*}{X_i^{k*}} d_{Y_j X_i^k}(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \end{aligned} \quad (14.14)$$

und

$$\dot{y}_i^k = \frac{G_{Y_i}^*}{Y_i^*} g_{Y_i}(y_i) - \frac{M_{Y_i}^*}{Y_i^*} m_{Y_i}(y_i) + \frac{\varepsilon_{Y_i} F_{Y_i}^*}{Y_i^{k*}} f_{Y_i}(t_{Y_i}, y_i) - \sum_j \frac{D_{Y_j Y_i}^*}{Y_i^*} d_{Y_j Y_i}(\mathbf{y}). \quad (14.15)$$

Da sich die Wachstums- und Verlustterme im Fixpunkt ausgleichen müssen, kann man in diesen Gleichungen Skalenparameter identifizieren, die den Biomassenfluss im System am gegebenen Fixpunkt quantifizieren. Die Biomassenumsatzrate der lokalen Spezies am Fixpunkt ist

$$\alpha_{X_i^k} = \frac{G_{X_i^k}^*}{X_i^{k*}} + \frac{\varepsilon_{X_i} F_{X_i^k}^*}{X_i^{k*}} + \sum_l \frac{E_{X_i^k}^{kl*}}{X_i^{k*}} = \frac{M_{X_i^k}^*}{X_i^{k*}} + \sum_j \frac{D_{X_j X_i^k}^*}{X_i^{k*}} + \sum_l \frac{E_{X_i^k}^{lk*}}{X_i^{k*}} + \sum_j \frac{D_{Y_j X_i^k}^*}{X_i^{k*}} \quad (14.16)$$

und die Biomassenumsatzrate der globalen Spezies am Fixpunkt ist

$$\alpha_{Y_i} = \frac{G_{Y_i}^*}{Y_i^*} + \frac{\varepsilon_{Y_i} F_{Y_i}^*}{Y_i^*} = \frac{M_{Y_i}^*}{Y_i^*} + \sum_j \frac{D_{Y_j Y_i}^*}{Y_i^*}. \quad (14.17)$$

Diese Skalenparameter quantifizieren den Biomassenfluss des Systems am Fixpunkt und bestimmen daher auch die Zeitskala des Systems. Die mittlere Lebenszeit der Biomasse im Fixpunkt ist durch den inversen Biomassenumsatz $\frac{1}{\alpha}$ gegeben. Die relativen Beiträge der verschiedenen Prozesse am Biomassenfluss werden durch weitere Skalenparameter festgelegt, die im Intervall $[0, 1]$ liegen.

Die Skalenparameter für die relativen Beiträge am Biomassengewinn der lokalen Spezies sind:

$$v_{X_i^k} = \sum_l v_{X_i^k X_i^l} = \frac{1}{\alpha_{X_i^k}} \sum_l \frac{E_{X_i^k}^{kl*}}{X_i^{k*}}, \quad (14.18)$$

$$\tilde{v}_{X_i^k} = 1 - v_{X_i^k} = \frac{1}{\alpha_{X_i^k}} \frac{\varepsilon_{X_i} F_{X_i^k}^*}{X_i^{k*}} + \frac{1}{\alpha_{X_i^k}} \frac{G_{X_i^k}^*}{X_i^{k*}}, \quad (14.19)$$

$$\tilde{v}_{X_i^k} \delta_{X_i^k} = \frac{1}{\alpha_{X_i^k}} \frac{\varepsilon_{X_i} F_{X_i^k}^*}{X_i^{k*}}, \quad (14.20)$$

$$\tilde{v}_{X_i^k} \tilde{\delta}_{X_i^k} = \tilde{v}_{X_i^k} (1 - \delta_{X_i^k}) = \frac{1}{\alpha_{X_i^k}} \frac{G_{X_i^k}^*}{X_i^{k*}} \quad (14.21)$$

und die Skalenparameter für die relativen Beiträge am Biomassengewinn der globalen Spezies sind:

$$\delta_{Y_i} = \frac{1}{\alpha_{Y_i}} \frac{\varepsilon_{Y_i} F_{Y_i}^*}{Y_i^*}, \quad (14.22)$$

$$\tilde{\delta}_{Y_i} = \tilde{v}_{Y_i} (1 - \delta_{Y_i}) = \frac{1}{\alpha_{Y_i}} \frac{G_{Y_i}^*}{Y_i^*}. \quad (14.23)$$

Die üblicherweise verwendeten Modelle unterscheiden zwischen basalen Spezies mit $\delta = 0$ und Räubern mit $\delta = 1$. Die Skalenparameter für die relativen Beiträge am Biomassenverlust der lokalen Spezies sind gegeben

durch:

$$\rho_{X_i^k} = \sum_l \rho_{X_i^l X_i^k} = \frac{1}{\alpha_{X_i^k}} \sum_l \frac{E_i^{lk*}}{X_i^{k*}}, \quad (14.24)$$

$$\tilde{\rho}_{X_i^k} = (1 - \rho_{X_i^k}) = \frac{1}{\alpha_{X_i^k}} \frac{M_{X_i^k}^*}{X_i^{k*}} + \frac{1}{\alpha_{X_i^k}} \sum_j \frac{D_{X_j^k X_i^k}^*}{X_i^{k*}} + \frac{1}{\alpha_{X_i^k}} \sum_j \frac{D_{Y_j X_i^k}^*}{X_i^{k*}}, \quad (14.25)$$

$$\tilde{\rho}_{X_i^k} \sigma_{X_i^k} = \frac{1}{\alpha_{X_i^k}} \sum_j \frac{D_{X_j^k X_i^k}^*}{X_i^{k*}} + \frac{1}{\alpha_{X_i^k}} \sum_j \frac{D_{Y_j X_i^k}^*}{X_i^{k*}}, \quad (14.26)$$

$$\tilde{\rho}_{X_i^k} \sigma_{X_i^k} \xi_{X_i^k} = \frac{1}{\alpha_{X_i^k}} \sum_j \frac{D_{Y_j X_i^k}^*}{X_i^{k*}}, \quad (14.27)$$

$$\tilde{\rho}_{X_i^k} \sigma_{X_i^k} \tilde{\xi}_{X_i^k} = \tilde{\rho}_{X_i^k} \sigma_{X_i^k} (1 - \xi_{X_i^k}) = \frac{1}{\alpha_{X_i^k}} \sum_j \frac{D_{X_j^k X_i^k}^*}{X_i^{k*}}, \quad (14.28)$$

$$\tilde{\rho}_{X_i^k} \tilde{\sigma}_{X_i^k} = \tilde{\rho}_{X_i^k} (1 - \sigma_{X_i^k}) = \frac{1}{\alpha_{X_i^k}} \frac{M_{X_i^k}^*}{X_i^{k*}} \quad (14.29)$$

und die Skalenparameter der relativen Beiträge am Biomassenverlust der globalen Spezies sind gegeben durch:

$$\sigma_{Y_i} = \frac{1}{\alpha_{Y_i}} \sum_j \frac{D_{Y_j Y_i}^*}{Y_i^*}, \quad (14.30)$$

$$\tilde{\sigma}_{Y_i} = (1 - \sigma_{Y_i}) = \frac{1}{\alpha_{Y_i}} \frac{M_{Y_i}^*}{Y_i^*}. \quad (14.31)$$

Zusätzlich werden die relativen Beiträge der einzelnen Fressbeziehungen am Verlust durch Jagd aufgeschlüsselt durch die Skalenparameter:

$$\beta_{X_j^k X_i^k} = \frac{1}{\alpha_{X_i^k} \tilde{\rho}_{X_i^k} \sigma_{X_i^k} \tilde{\xi}_{X_i^k}} \frac{D_{X_j^k X_i^k}^*}{X_i^{k*}}, \quad (14.32)$$

$$\beta_{Y_j X_i^k} = \frac{1}{\alpha_{X_i^k} \tilde{\rho}_{X_i^k} \sigma_{X_i^k} \xi_{X_i^k}} \frac{D_{Y_j X_i^k}^*}{X_i^{k*}}, \quad (14.33)$$

$$\beta_{Y_j Y_i} = \frac{1}{\alpha_{Y_i} \sigma_{Y_i}} \frac{D_{Y_j Y_i}^*}{Y_i^*}. \quad (14.34)$$

Mit den Gleichungen (14.11) bis (14.13) können die normierten Funktionen für den Verlust durch Jagd geschrieben werden als:

$$d_{X_j^k X_i^k}(\mathbf{x}^k) = \frac{r_{X_j^k X_i^k}}{t_{X_j^k}} f_{X_j^k}(t_{X_j^k}, x_j^k), \quad (14.35)$$

$$d_{Y_j X_i^k}(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = \frac{r_{Y_j X_i^k}}{t_{Y_j}} f_{Y_j}(t_{Y_j}, y_j), \quad (14.36)$$

$$d_{Y_j Y_i}(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = \frac{r_{Y_j Y_i}}{t_{Y_j}} f_{Y_j}(t_{Y_j}, y_j), \quad (14.37)$$

wobei die normierten insgesamt zu Jagd verfügbaren Biomassendichten gegeben sind durch:

$$t_{X_j^k} = \sum_i \frac{R_{X_j^k X_i^k}^*}{T_{X_j^k}^*} r_{X_j^k X_i^k} . \quad (14.38)$$

$$t_{Y_j} = \sum_i \frac{R_{Y_j Y_i}^*}{T_{Y_j}^*} r_{Y_j Y_i} + \sum_{i,k} \frac{R_{Y_j X_i^k}^*}{T_{Y_j}^*} r_{Y_j X_i^k} . \quad (14.39)$$

Mit den Parametern

$$\chi_{X_j^k X_i^k} = \frac{R_{X_j^k X_i^k}^*}{T_{X_j^k}^*} , \quad (14.40)$$

$$\chi_{Y_j X_i^k} = \frac{R_{Y_j X_i^k}^*}{T_{Y_j}^*} , \quad (14.41)$$

$$\chi_{Y_j Y_i} = \frac{R_{Y_j Y_i}^*}{T_{Y_j}^*} , \quad (14.42)$$

können diese geschrieben werden als:

$$t_{X_j^k} = \sum_i \chi_{X_j^k X_i^k} r_{X_j^k X_i^k} , \quad (14.43)$$

$$t_{Y_j} = \sum_i \chi_{Y_j Y_i} r_{Y_j Y_i} + \sum_{i,k} \chi_{Y_j X_i^k} r_{Y_j X_i^k} . \quad (14.44)$$

Zusammengefasst können die normierten Gleichungen mit den Skalenparametern geschrieben werden als:

$$\begin{aligned} \dot{x}_i^k = \alpha_{X_i^k} \Bigg[& \tilde{v}_{X_i^k} \tilde{\delta}_{X_i^k} g_{X_i^k}(x_i^k) + \tilde{v}_{X_i^k} \tilde{\delta}_{X_i^k} f_{X_i^k}(t_{X_i^k}, x_i^k) - \tilde{\rho}_{X_i^k} \tilde{\sigma}_{X_i^k} m_{X_i^k}(x_i^k) - \tilde{\rho}_{X_i^k} \sigma_{X_i^k} \tilde{\xi}_{X_i^k} \sum_j \beta_{X_j^k X_i^k} d_{X_j^k X_i^k}(x^k) \\ & + \sum_l v_{X_i^k X_l^k} e_i^{kl}(x^k, x^l) - \sum_l \rho_{X_i^k X_l^k} e_i^{lk}(x^l, x^k) - \tilde{\rho}_{X_i^k} \sigma_{X_i^k} \xi_{X_i^k} \sum_j \beta_{Y_j X_i^k} d_{Y_j X_i^k}(x, y) \Bigg] , \end{aligned} \quad (14.45)$$

wobei $i = 1, \dots, S$ and $k = 1, \dots, N$, und

$$\dot{y}_i = \alpha_{Y_i} \left[\tilde{\delta}_{Y_i} g_{Y_i}(y_i) + \delta_{Y_i} f_{Y_i}(t_{Y_i}, y_i) - \tilde{\sigma}_{Y_i} m_{Y_i}(y_i) - \sigma_{Y_i} \sum_j \beta_{Y_j Y_i} d_{Y_j Y_i}(x, y) \right] , \quad (14.46)$$

mit $i = 1, \dots, S'$. Die gesamte Biomasse, die einem Räuber zur Jagd zur Verfügung steht, ist definiert als:

$$t_{X_j^k} = \sum_i \chi_{X_j^k X_i^k} r_{X_j^k X_i^k}(X_i^k) , \quad (14.47)$$

$$t_{Y_j} = \sum_i \chi_{Y_j X_i^k} r_{Y_j X_i^k}(X_i^k) + \sum_i \chi_{Y_j Y_i} r_{Y_j Y_i}(Y_i) , \quad (14.48)$$

wobei r die normierte Antwort eines Jägers auf die Verfügbarkeit einer bestimmten Beutepopulation ist. Die Faktoren vor den normierten Funktionen werden durch Skalenparameter ausgedrückt. Die Interpretationen dieser Parameter sind in Tabelle 14.1 aufgelistet. Abgesehen von den Raten α des Biomassenflusses, sind die Skalenparameter dimensionslos und liegen im Intervall $[0, 1]$. Im verwendeten Modell werden die meisten Skalenparameter durch die Strukturen des räumlichen Graphen und des lokalen Nahrungsnetzes bestimmt. Die Parametrisierung des Modells wird in Abschnitt 14.3 erklärt.

14.1.2. Berechnung der Ableitungen und Definition der Exponentenparameter

Um eine lineare Stabilitätsanalyse des Systems durchzuführen, benötigt man die Jacobi-Matrix am Fixpunkt, der untersucht werden soll. Um diese zu berechnen, werden die Ableitungen der dynamischen Gleichungen des Systems benötigt. Im Folgenden werden wir die Ableitungen in Form von Blockmatrizen berechnen, aus denen wiederum die Jacobi-Matrix konstruiert werden kann. Alle Ableitungen werden am betrachteten Fixpunkt ausgewertet, auf den das System normiert wurde. Für die Werte der Ableitungen der verschiedenen Funktionen am Fixpunkt werden die Exponentenparameter definiert. Die Jacobi-Matrix hängt also von einem Satz von Skalen- und Exponentenparametern ab.

Die Ableitungen der rein lokalen Terme innerhalb eines Habitats nach den Populationsdichten der lokalen Spezies ergeben die lokale Jacobi-Matrix für ein isoliertes Habitat:

$$(\mathbf{P}_X)_{ij}^k = \frac{d}{dx_j^k} \alpha_{X_i^k} \left[\tilde{v}_{X_i^k} \tilde{\delta}_{X_i^k} g_{X_i^k}(x_i^k) + \tilde{v}_{X_i^k} \delta_{X_i^k} f_{X_i^k}(t_{X_i^k}, x_i^k) - \tilde{\rho}_{X_i^k} \tilde{\sigma}_{X_i^k} m_{X_i^k}(x_i^k) - \tilde{\rho}_{X_i^k} \sigma_{X_i^k} \tilde{\xi}_{X_i^k} \sum_j \beta_{X_j^k X_i^k} d_{X_j^k X_i^k}^k(\mathbf{x}^k) \right]. \quad (14.49)$$

Entsprechend ergeben die Ableitungen der rein globalen Terme nach den Populationsdichten der globalen Spezies eine Jacobi-Matrix für ein System, das nur aus globalen Spezies besteht:

$$(\mathbf{P}_Y)_{ij} = \frac{d}{dy_j^k} \alpha_{Y_i} \left[\tilde{\delta}_{Y_i} g_{Y_i}(y_i) + \delta_{Y_i} f_{Y_i}(t_{Y_i}, y_i) - \tilde{\sigma}_{Y_i} m_{Y_i}(y_i) - \sigma_{Y_i} \sum_j \beta_{Y_j Y_i} d_{Y_j Y_i}(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \right]. \quad (14.50)$$

Die Ableitung der Terme für die Dispersions-Vorgänge zwischen den verschiedenen räumlichen Habitaten nach den Populationsdichten der lokalen Spezies ergeben die Kopplungsmatrizen der Dispersion für das Ausgangs- beziehungsweise Zielhabitat:

$$(\mathbf{C}_X)_{ij}^{kl} = \frac{d}{dx_j^l} \alpha_{X_i^k} \left[\sum_l v_{X_i^k X_l^l} e_i^{kl}(\mathbf{x}^k, \mathbf{x}^l) - \sum_l \rho_{X_l^l X_i^k} e_i^{lk}(\mathbf{x}^l, \mathbf{x}^k) \right], \quad (14.51)$$

$$(\hat{\mathbf{C}}_X)_{ij}^{kl} = \frac{d}{dx_j^l} \alpha_{X_i^k} \left[\sum_l \rho_{X_l^l X_i^k} e_i^{lk}(\mathbf{x}^l, \mathbf{x}^k) - \sum_l v_{X_i^k X_l^l} e_i^{kl}(\mathbf{x}^k, \mathbf{x}^l) \right]. \quad (14.52)$$

Die Ableitung der Verluste der lokalen Spezies, die durch Jagd der globalen Spezies verursacht werden, nach den Populationsdichten der globalen Spezies ergeben eine der Kopplungsmatrizen, welche die Kopplung zwischen lokalen und globalen Spezies beschreibt:

$$(\mathbf{C}_{XY})_{ij}^k = \frac{d}{dy_j} \alpha_{X_i^k} \left[-\tilde{\rho}_{X_i^k} \sigma_{X_i^k} \tilde{\xi}_{X_i^k} \sum_j \beta_{Y_j X_i^k} d_{Y_j X_i^k}(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \right]. \quad (14.53)$$

Die Ableitung der Wachstums- und Verlustterme durch Jagd für die globalen Spezies nach den Populationsdichten der lokalen Spezies ergibt eine weitere Kopplungsmatrix für die Kopplung zwischen lokalen und globalen Spezies:

$$(\mathbf{C}_{YX})_{ij}^k = \frac{d}{dx_j^k} \alpha_{Y_i} \left[\delta_{Y_i} f_{Y_i}(t_{Y_i}, y_i) - \sigma_{Y_i} \sum_j \beta_{Y_j Y_i} d_{Y_j Y_i}(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \right]. \quad (14.54)$$

Die letzte Matrix enthält die Ableitungen der Verlustterme der lokalen Spezies durch die Jagd der globalen Spezies nach den Populationsdichten der lokalen Spezies in der verschiedenen Habitaten:

$$(\mathbf{O}_X)_{ij}^{kl} = \frac{d}{dx_j^l} \alpha_{X_i^k} \left[-\tilde{\rho}_{X_i^k} \sigma_{X_i^k} \tilde{\xi}_{X_i^k} \sum_j \beta_{Y_j X_i^k} d_{Y_j X_i^k}(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \right]. \quad (14.55)$$

Diese Matrix führt zu einer indirekten Kopplung zwischen den verschiedenen räumlichen Habitaten, die durch die Jagd der globalen Räuber verursacht wird.

Um diese Ableitungen am Fixpunkt zu berechnen, ohne die entsprechenden Funktionen explizit zu kennen, führen wir die Exponentenparameter ein. Diese sind die Ableitungen der normierten Funktionen nach den normierten Biomassendichten [38], die am Fixpunkt ausgewertet werden. Die Exponentenparameter oder auch Elastizitäten für die Dynamik innerhalb eines Habitats sind:

$$\begin{aligned}
\phi_{X_i^k} &= \left. \frac{\partial}{\partial x_i^k} g_{X_i^k}(x_i^k) \right|_{x=x^*}, & \phi_{Y_i} &= \left. \frac{\partial}{\partial y_i} g_{Y_i}(y_i) \right|_{y=y^*}, \\
\mu_{X_i^k} &= \left. \frac{\partial}{\partial x_i^k} m_{X_i^k}(x_i^k) \right|_{x=x^*}, & \mu_{Y_i} &= \left. \frac{\partial}{\partial y_i} m_{Y_i}(y_i) \right|_{y=y^*}, \\
\lambda_{X_j^k X_i^k} &= \left. \frac{\partial}{\partial x_i^k} r_{X_j^k X_i^k}(x_i^k) \right|_{x=x^*}, & \lambda_{Y_j Y_i} &= \left. \frac{\partial}{\partial y_i} r_{Y_j Y_i}(y_i) \right|_{y=y^*}, \\
\lambda_{Y_j X_i^k} &= \left. \frac{\partial}{\partial x_i^k} r_{Y_j X_i^k}(x_i^k) \right|_{x=x^*}, & & \\
\gamma_{X_i^k} &= \left. \frac{\partial}{\partial t_{X_i^k}} f_{X_i^k}(t_{X_i^k}, x_i^k) \right|_{x=x^*}, & \gamma_{Y_i} &= \left. \frac{\partial}{\partial t_{Y_i}} f_{Y_i}(t_{Y_i}, y_i) \right|_{y=y^*}, \\
\psi_{X_i^k} &= \left. \frac{\partial}{\partial x_i^k} f_{X_i^k}(t_{X_i^k}, x_i^k) \right|_{x=x^*}, & \psi_{Y_i} &= \left. \frac{\partial}{\partial y_i} f_{Y_i}(t_{Y_i}, y_i) \right|_{y=y^*}.
\end{aligned} \tag{14.56}$$

Die Exponentenparameter für die Ausbreitung der Spezies im räumlichen Netzwerk sind:

$$\begin{aligned}
\hat{\omega}_{X_i^k X_i^l} &= \left. \frac{\partial}{\partial x_i^k} e_i^{kl}(x_1^k, \dots, x_S^k, x_1^l, \dots, x_S^l) \right|_{x=x^*}, & \omega_{X_i^k X_i^l} &= \left. \frac{\partial}{\partial x_i^l} e_i^{kl}(x_1^k, \dots, x_S^k, x_1^l, \dots, x_S^l) \right|_{x=x^*}, \\
\hat{\kappa}_{X_i^k X_j^l} &= \left. \frac{\partial}{\partial x_j^k} e_i^{kl}(x_1^k, \dots, x_S^k, x_1^l, \dots, x_S^l) \right|_{x=x^*}, & \kappa_{X_i^k X_j^l} &= \left. \frac{\partial}{\partial x_j^l} e_i^{kl}(x_1^k, \dots, x_S^k, x_1^l, \dots, x_S^l) \right|_{x=x^*},
\end{aligned} \tag{14.57}$$

mit $i \neq j$. Die Interpretationen der Exponentenparameter können auch in Tabelle 14.1 gefunden werden. Verschiedene Fixpunkte werden durch verschiedene Werte der Skalen- und Exponentenparameter charakterisiert und können daher über verschiedene Stabilitätseigenschaften verfügen.

Obwohl die Funktionen und Fixpunkte unbekannt sind, haben die Exponentenparameter eine klare Bedeutung im Kontext des Systems und deren typische Wertebereiche können daher durch allgemeine Überlegungen bestimmt werden, wie es von Gross *et al.* [38, 39] diskutiert wird.

Die Intervalle, die für die Parameter verwendet werden, sind in Tabelle 14.2 für drei Typen von Modellen aufgelistet. Das erste Modell ist Systemen mit Holling-Typ-2 funktionaler Antwort und mit konventioneller diffusiver Ausbreitung nachempfunden. Das Standardmodell verwendet die größten sinnvollen Intervalle für die Exponentenparameter, die in früheren Publikationen verwendet wurden [35, 36, 39, 94]. Das letzte Modell implementiert eine Form adaptiver Ausbreitung, bei der Beute ihre Räuber vermeidet und Räuber der Beute folgen.

Mit den Exponentenparametern können die Matrizen für die Ableitungen nun berechnet werden. Die diagonalen Einträge von \mathbf{P}_X^k sind:

$$\begin{aligned}
(\mathbf{P}_X)_i^k &= \alpha_{X_i^k} \left[\tilde{\gamma}_{X_i^k} \tilde{\delta}_{X_i^k} \phi_{X_i^k} + \tilde{\gamma}_{X_i^k} \delta_{X_i^k} \left(\gamma_{X_i^k} \lambda_{X_i^k X_i^k} \lambda_{X_i^k X_i^k} + \psi_{X_i^k} \right) - \tilde{\rho}_{X_i^k} \tilde{\sigma}_{X_i^k} \mu_{X_i^k} \right. \\
&\quad \left. - \tilde{\rho}_{X_i^k} \sigma_{X_i^k} \tilde{\xi}_{X_i^k} \left(\beta_{X_i^k X_i^k} \psi_{X_i^k} + \sum_n \beta_{X_n^k X_i^k} \lambda_{X_n^k X_i^k} \left[(\gamma_{X_n^k} - 1) \lambda_{X_n^k X_i^k} + 1 \right] \right) \right]
\end{aligned} \tag{14.58}$$

Parameter	Interpretation
Exponent	
ϕ	Sensitivität der Primärproduktion einer Population auf die eigene Biomassendichte
γ	Sensitivität der Jagd einer Räuberpopulation auf die insgesamt verfügbare Beutebiomassendichte
λ	Exponent des Beutewechsels, Sensitivität der Jagd einer Räuberpopulation auf die Biomassendichte einer spezifischen Beutepopulation
ψ	Sensitivität der Jagd eines Räubers auf die eigene Biomassendichte
μ	Sensitivität des intrinsischen Verlusts einer Population auf die eigene Biomassendichte
ω	Sensitivität der Dispersion einer Spezies zwischen zwei Habitaten auf die eigene Biomassendichte im Ausgangshabitat
$\hat{\omega}$	Sensitivität der Dispersion einer Spezies zwischen zwei Habitaten auf die eigene Biomassendichte im Zielhabitat
κ	Sensitivität der Dispersion einer Spezies zwischen zwei Habitaten auf die Biomassendichte einer anderen Spezies im Ausgangshabitat
$\hat{\kappa}$	Sensitivität der Dispersion einer Spezies zwischen zwei Habitaten auf die Biomassendichte einer anderen Spezies im Zielhabitat
Skalen	
α	Biomassenfluss, Biomassenumsatz
σ	Anteil am lokalen Verlust durch Jagd
$\tilde{\sigma}$	Anteil am lokalen Verlust durch intrinsische Verluste
ξ	Anteil am lokalen Verlust durch Jagd durch globale Räuber
$\tilde{\xi}$	Anteil am lokalen Verlust durch Jagd durch lokale Räuber
β	Relativer Beitrag eines Räubers zum Verlust einer Spezies durch Jagd
δ	Anteil am lokalen Wachstum durch Jagd
$\tilde{\delta}$	Anteil am lokalen Wachstum durch Primärproduktion
χ	Relativer Beitrag einer Spezies zur Beute eines bestimmten Räubers
ν	Anteil am Biomassengewinn durch Dispersion
$\tilde{\nu}$	Anteil am Biomassengewinn durch Jagd und Primärproduktion
ρ	Anteil am Biomassenverlust durch Dispersion
$\tilde{\rho}$	Anteil am Biomassenverlust durch Jagd und intrinsische Verluste

Tabelle 14.1.: Generalisierte Parameter für das Meta-Nahrungsnetz mit globalen Spezies.

	ϕ_X / ϕ_Y	ψ_X / ψ_Y	μ_X / μ_Y	γ_X / γ_Y	λ_X / λ_{YX}	ω_X	$\hat{\omega}_X$	κ_X	$\hat{\kappa}_X$
Holling T2	1	1	[1,2]	[0,1]	[1,2]	[0,1]	[0,1]	0	0
Standard	[0,1]	[0,1]	[1,2]	[0,2]	[1,2]	[-2,2]	[-2,2]	[-2,2]	[-2,2]
Adaptiv	[0,1]	[0,1]	[1,2]	[0,2]	[1,2]	[0,1]	[0,1]	[0,1]	[0,1]

Tabelle 14.2.: Konstante Werte und Intervalle der Verteilungen der Exponentenparameter. Im Fall des *adaptiven* Modells hängen die Parameter κ_X und $\hat{\kappa}_X$ von den Fressbeziehungen im lokalen Nahrungsnetz ab. Wenn Spezies i eine Beute von Spezies j ist dann wird $\kappa_{X_i X_j}$ zufällig ein Wert aus dem Intervall $[0, 1]$ zugewiesen und ansonsten auf 0 gesetzt. Das bedeutet, dass eine Beutespezies ein Habitat eher verlässt, wenn deren Räuber in diesem vorhanden sind. Zusätzlich wird dem Parameter $\hat{\kappa}_{X_j X_i}$ zufällig ein Wert aus dem Intervall $[0,1]$ zugewiesen, wenn eine Spezies j ein Räuber von Spezies i ist, ansonsten wird der Parameter auf 0 gesetzt. Das bedeutet, dass sich Räuber eher in Habitate ausbreiten, in denen deren Beute vorhanden ist.

und die nicht-diagonalen Einträge sind:

$$(\mathbf{P}_X)_{ij}^k = \alpha_{X_i^k} \left[\tilde{\nu}_{X_i^k} \delta_{X_i^k} \gamma_{X_i^k} \chi_{X_i^k X_j^k} \lambda_{X_i^k X_j^k} - \tilde{\rho}_{X_i^k} \sigma_{X_i^k} \tilde{\xi}_{X_i^k} \left(\beta_{X_j^k X_i^k} \psi_{X_j^k} + \sum_n \beta_{X_n^k X_i^k} \lambda_{X_n^k X_j^k} (\gamma_{X_n^k} - 1) \chi_{X_n^k X_j^k} \right) \right]. \quad (14.59)$$

Die diagonalen Einträge von \mathbf{P}_Y sind

$$(\mathbf{P}_Y)_{ii} = \alpha_{Y_i} \left[\tilde{\delta}_{Y_i} \phi_{Y_i} + \delta_{Y_i} (\gamma_{Y_i} \chi_{Y_i Y_i} \lambda_{Y_i Y_i} + \psi_{Y_i}) - \tilde{\sigma}_{Y_i} \mu_{Y_i} - \sigma_{Y_i} \left(\beta_{Y_i Y_i} \psi_{Y_i} + \sum_n \beta_{Y_n Y_i} \lambda_{Y_n Y_i} [(\gamma_{Y_n} - 1) \chi_{Y_n Y_i} + 1] \right) \right] \quad (14.60)$$

und die nicht-diagonalen Einträge sind:

$$(\mathbf{P}_Y)_{ij} = \alpha_{Y_i} \left[\delta_{Y_i} \gamma_{Y_i} \chi_{Y_i Y_j} \lambda_{Y_i Y_j} - \sigma_{Y_i} \left(\beta_{Y_j Y_i} \psi_{Y_j} + \sum_n \beta_{Y_n Y_i} \lambda_{Y_n Y_j} (\gamma_{Y_n} - 1) \chi_{Y_n Y_j} \right) \right]. \quad (14.61)$$

Die Matrizen \mathbf{C}_X^{kl} haben die diagonalen Einträge:

$$(\mathbf{C}_X)_{ii}^{kl} = \alpha_{X_i^k} \left[\nu_{X_i^k X_i^l} \hat{\omega}_{X_i^k X_i^l} - \rho_{X_i^k X_i^l} \omega_{X_i^k X_i^l} \right] \quad (14.62)$$

und die nicht-diagonalen Einträge:

$$(\mathbf{C}_X)_{ij}^{kl} = \alpha_{X_i^k} \left[\nu_{X_i^k X_j^l} \hat{\kappa}_{X_i^k X_j^l} - \rho_{X_i^k X_j^l} \kappa_{X_i^k X_j^l} \right]. \quad (14.63)$$

Die Matrizen $\hat{\mathbf{C}}_X^{kl}$ mit vertauschten Skalenparametern haben die diagonalen Einträge

$$(\hat{\mathbf{C}}_X)_{ii}^{kl} = \alpha_{X_i^k} \left[\rho_{X_i^l X_i^k} \hat{\omega}_{X_i^l X_i^k} - \nu_{X_i^l X_i^k} \omega_{X_i^l X_i^k} \right] \quad (14.64)$$

und die nicht-diagonalen Einträge

$$(\hat{\mathbf{C}}_X)_{ij}^{kl} = \alpha_{X_i^k} \left[\rho_{X_i^l X_j^k} \hat{\kappa}_{X_i^l X_j^k} - \nu_{X_i^l X_j^k} \kappa_{X_i^l X_j^k} \right]. \quad (14.65)$$

Die Matrizen \mathbf{C}_{XY}^k sind gegeben durch

$$(\mathbf{C}_{XY})_{ij}^k = -\alpha_{X_i^k} \tilde{\rho}_{X_i^k} \sigma_{X_i^k} \xi_{X_i^k} \left[\beta_{Y_j X_i^k} \psi_{Y_j} + \sum_n \beta_{Y_n X_i^k} \chi_{Y_n Y_j} \lambda_{Y_n Y_j} (\gamma_{Y_n} - 1) \right] \quad (14.66)$$

und die Matrizen \mathbf{C}_{YX}^k durch:

$$(\mathbf{C}_{YX})_{ij}^k = \alpha_{Y_i} \left[\delta_{Y_i} \gamma_{Y_i} \chi_{Y_i X_j^k} \lambda_{Y_i X_j^k} - \sigma_{Y_i} \sum_n \beta_{Y_n Y_i} \chi_{Y_n X_j^k} \lambda_{Y_n X_j^k} (\gamma_{Y_n} - 1) \right]. \quad (14.67)$$

Die diagonalen Einträge von \mathbf{O}_X^{kk} sind

$$(\mathbf{O}_X)_{ii}^{kk} = -\alpha_{X_i^k} \tilde{\rho}_{X_i^k} \sigma_{X_i^k} \xi_{X_i^k} \sum_n \beta_{Y_n X_i^k} \lambda_{Y_n X_i^k} [(\gamma_{Y_n} - 1) \chi_{Y_n X_i^k} + 1]. \quad (14.68)$$

Die nicht-diagonalen Einträge von \mathbf{O}_X^{kk} und alle Einträge von \mathbf{O}_X^{kl} sind gegeben durch:

$$(\mathbf{O}_X)_{ij}^{kl} = -\alpha_{X_i^k} \tilde{\rho}_{X_i^k} \sigma_{X_i^k} \xi_{X_i^k} \sum_n \beta_{Y_n X_i^k} \chi_{Y_n X_j^l} \lambda_{Y_n X_j^l} (\gamma_{Y_n} - 1). \quad (14.69)$$

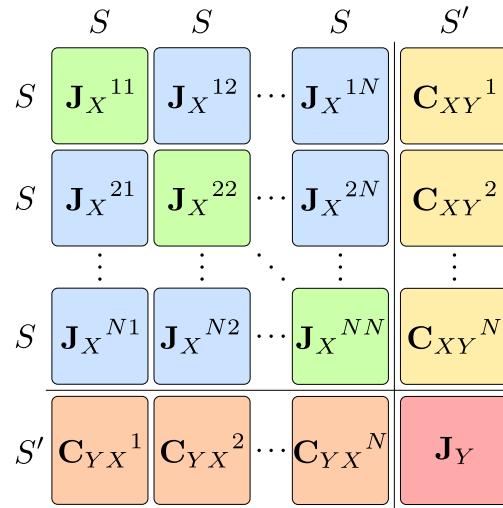


Abbildung 14.1.: Struktur der Jacobi-Matrix aus Gleichung (14.3). Der Block \mathbf{J}_X besteht aus den blauen und grünen Teilen, der Block \mathbf{J}_{XY} aus den gelben Teilen, der Block \mathbf{J}_{YX} aus den Orange teilen und der Block \mathbf{J}_Y ist in rot gezeigt.

14.1.3. Diffusives Gleichgewicht am homogenen Fixpunkt

Im Kontext dieser Arbeit wird die Stabilität von homogenen Fixpunkten mit Hilfe des Ansatzes der Master-Stability-Funktionen untersucht. Um homogene Fixpunkte zu erhalten, müssen wir konsistente Annahmen über den Biomassenfluss des Systems machen.

Für ein homogenes System müssen sich der eingehende und ausgehende Biomassenfluss einer gegebenen Population ausgleichen:

$$\tilde{v}_{X_i^k} \alpha_{X_i^k} = \tilde{\rho}_{X_i^k} \alpha_{X_i^k}, \quad v_{X_i^k} \alpha_{X_i^k} = \rho_{X_i^k} \alpha_{X_i^k}. \quad (14.70)$$

Daher gilt

$$\tilde{v}_{X_i^k} = \tilde{\rho}_{X_i^k}, \quad v_{X_i^k} = \rho_{X_i^k}. \quad (14.71)$$

Damit kann man den lokalen Biomassenfluss definieren:

$$\alpha_{p_{X_i^k}} = \tilde{v}_{X_i^k} \alpha_{X_i^k} = \tilde{\rho}_{X_i^k} \alpha_{X_i^k}. \quad (14.72)$$

Damit sich der Biomassenfluss durch Dispersion ausgleicht, nehmen wir an, dass der Biomassenfluss durch jeden Link des räumlichen Netzes gleich ist:

$$\alpha_{C_{X_i^k X_i^l}} = v_{X_i^k X_i^l} \alpha_{X_i^k} = \rho_{X_i^k X_i^l} \alpha_{X_i^k}. \quad (14.73)$$

Dadurch ist der Biomassenumsatz durch Dispersion in jedem Habitat proportional zur Anzahl der vorhandenen räumlichen Links.

Mit diesen Definitionen folgt:

$$\mathbf{C}_X^{kl} = \hat{\mathbf{C}}_X^{kl}. \quad (14.74)$$

14.1.4. Struktur der Jacobi-Matrix

Die Jacobi-Matrix des Modells wird durch die Gleichungen (14.1) und (14.2) oder äquivalent durch die Gleichungen (14.45) und (14.46) bestimmt. Die Struktur der Jacobi-Matrix wird in Gleichung (14.3) und in

kleineren Blöcken der Größen $S \times S$, $S \times S'$, $S' \times S$ und $S' \times S'$ Abbildung 14.1 gezeigt. Der erste Block \mathbf{J}_X enthält die Informationen über die Dynamik der S lokalen Spezies und der Block \mathbf{J}_Y enthält die Informationen über die Dynamik der S' globalen Spezies. Die Matrizen \mathbf{J}_{XY} und \mathbf{J}_{YX} enthalten die Interaktionen zwischen dem räumlich aufgelöstem Netz und den globalen Spezies durch globale Jagd.

Der erste Block \mathbf{J}_X kann wiederum aus $N \times N$ Blockmatrizen der Größe $S \times S$ konstruiert werden. Dieser Block besteht dabei aus der Matrix \mathbf{P}_X^k , welche die Lokaldynamik in Habitat k beschreibt, den Matrizen \mathbf{C}_X^{kl} und $\hat{\mathbf{C}}_X^{kl}$, welche die Abhängigkeiten der räumlichen Ausbreitung von Habitat l zu Habitat k beschreiben, sowie den Matrizen \mathbf{O}_X^{kk} und \mathbf{O}_X^{kl} , die dann auftreten, wenn es eine indirekte Kopplung zwischen den Spezies in Habitat k beziehungsweise zwischen den Habitaten k und l gibt, die durch nichtlineare Jagd globaler Räuber entsteht. In dieser Notation hat der erste Block der Jacobi-Matrix die Form:

$$\mathbf{J}_X = \begin{pmatrix} \ddots & \vdots & & \vdots & \\ \dots & \mathbf{O}_X^{ik} & \dots & \mathbf{O}_X^{il} & \dots \\ & \vdots & & \vdots & \\ \dots & \mathbf{P}_X^k - \sum_m \mathbf{C}_X^{km} + \mathbf{O}_X^{kk} & \dots & + \hat{\mathbf{C}}_X^{kl} + \mathbf{O}_X^{kl} & \dots \\ & \vdots & \ddots & \vdots & \\ \dots & \hat{\mathbf{C}}_X^{lk} + \mathbf{O}_X^{lk} & \dots & \mathbf{P}_X^l - \sum_m \mathbf{C}_X^{lm} + \mathbf{O}_X^{ll} & \dots \\ & \vdots & & \vdots & \\ \dots & \mathbf{O}_X^{jk} & \dots & \mathbf{O}_X^{jl} & \dots \\ & \vdots & & \vdots & \ddots \end{pmatrix}. \quad (14.75)$$

Die Struktur des räumlichen Netzes geht durch die Positionen der Kopplungsmatrizen \mathbf{C}_X^{kl} und $\hat{\mathbf{C}}_X^{kl}$ ein. Im Fall eines räumlich homogenen Fixpunktes sind die generalisierten Parameter in allen Habitaten gleich. In diesem Fall hängen die verschiedenen Matrizen, die in der Jacobi-Matrix auftreten, nicht von den Indizes ab und die Matrizen \mathbf{C}_X und $\hat{\mathbf{C}}_X$ sind gleich. Mit der Einheitsmatrix \mathbf{I} , der Laplace-Matrix des räumlichen Netzwerks \mathbf{L} und der Matrix \mathbf{N} , die auf der Diagonalen 0 und sonst 1 ist, kann der erste Block der Jacobi-Matrix im homogenen Fall kompakt geschrieben werden als:

$$\mathbf{J}_X = \mathbf{I} \otimes \mathbf{P}'_X - \mathbf{L} \otimes \mathbf{C}_X + \mathbf{N} \otimes \mathbf{O}_X, \quad (14.76)$$

wobei $\mathbf{P}'_X = \mathbf{P}_X + \mathbf{O}_X^{kk}$. Die verbleibenden Einträge der Matrix aus Abbildung 14.1 sind \mathbf{J}_Y , welche die Abhängigkeiten der Dynamik der globalen Spezies beschreibt und den Matrizen \mathbf{C}_{XY}^k und \mathbf{C}_{YX}^k , welche die Kopplung zwischen den räumlichen Habitaten und den globalen Spezies durch die Jagd der globalen Räuber beschreiben.

14.2. Berechnung der Eigenwerte

Die Eigenwerte werden auf ähnliche Weise wie im vorherigen Teil dieser Arbeit beziehungsweise wie in Brechtel *et al.* (2018) [15] über den Master-Stability-Funktions-Ansatz berechnet. Das System hat zwei Arten von Eigenvektoren, die räumlich homogenen und die räumlich inhomogenen. Die homogenen Eigenvektoren haben die gleichen Einträge für jedes räumliche Habitat und einen von Null verschiedenen Eintrag für die globalen Spezies. Die Einträge der inhomogenen Eigenvektoren unterscheiden sich dagegen zwischen den räumlichen Habitaten und die Komponenten für die globalen Spezies verschwinden. Im Folgenden berechnen wir die beiden Arten von Eigenvektoren separat.

Wir beginnen mit den inhomogenen Eigenvektoren, indem wir die Eigenwerte des ersten Blocks der Jacobi-Matrix \mathbf{J}_X berechnen. Im nächsten Schritt zeigen wir, dass bestimmte Eigenwerte von \mathbf{J}_X auch Eigenwerte der vollständigen Jacobi-Matrix sind.

Die Eigenwerte von \mathbf{J}_X werden mit Gleichung (14.76) berechnet. Der Hauptunterschied zum System ohne globale Spezies ist durch die Kopplungsmatrizen \mathbf{O}_X^{kl} und \mathbf{O}_X^{kk} gegeben, welche die indirekte Kopplung der

lokalen Spezies beschreiben, die durch globale Jagd verursacht wird. Die Laplace-Matrix \mathbf{L} und die Matrix \mathbf{N} können geschrieben werden als:

$$L_{kj} = g_k \delta_{kj} - A_{kj}, \quad N_{ik} = 1 - \delta_{ik}, \quad (14.77)$$

dabei ist g_i der Grad des Knotens mit Index i , A_{kj} die Adjazenzmatrix und δ_{ij} das Kronecker-Delta. Da beide Matrizen kommutieren gibt es eine gemeinsame Basis von Eigenvektoren:

$$\mathbf{L} \cdot \mathbf{p} = \kappa \mathbf{p}, \quad \mathbf{N} \cdot \mathbf{p} = \mu \mathbf{p}. \quad (14.78)$$

Dadurch können \mathbf{L} und \mathbf{N} in (14.76) durch deren Eigenwerte ersetzt werden. Dadurch erhält man das folgende reduzierte Eigenwertproblem:

$$(\mathbf{P}'_X - \kappa \mathbf{C}_X + \mu \mathbf{O}_X) \cdot \mathbf{q} = \lambda_{\kappa\mu} \mathbf{q}. \quad (14.79)$$

Die vollständigen Eigenvektoren können geschrieben werden als

$$\mathbf{v} = \mathbf{p} \otimes \mathbf{q}, \quad (14.80)$$

und die vollständige Eigenwertgleichung des ersten Blocks der Jacobi-Matrix ist dann:

$$\begin{aligned} \mathbf{J}_X \cdot \mathbf{v} &= (\mathbf{I} \otimes \mathbf{P}'_X - \mathbf{L} \otimes \mathbf{C}_X + \mathbf{N} \otimes \mathbf{O}_X) \cdot (\mathbf{p} \otimes \mathbf{q}) \\ &= \mathbf{I} \cdot \mathbf{p} \otimes \mathbf{P}'_X \cdot \mathbf{q} - \mathbf{L} \cdot \mathbf{p} \otimes \mathbf{C}_X \cdot \mathbf{q} + \mathbf{N} \cdot \mathbf{p} \otimes \mathbf{O}_X \cdot \mathbf{q} \\ &= \mathbf{p} \otimes \mathbf{P}'_X \cdot \mathbf{q} - \kappa \mathbf{p} \otimes \mathbf{C}_X \cdot \mathbf{q} + \mu \mathbf{p} \otimes \mathbf{O}_X \cdot \mathbf{q} \\ &= \mathbf{p} \otimes (\mathbf{P}'_X - \kappa \mathbf{C}_X + \mu \mathbf{O}_X) \cdot \mathbf{q} \\ &= \mathbf{p} \otimes \lambda_{\kappa\mu} \mathbf{q} = \lambda_{\kappa\mu} (\mathbf{p} \otimes \mathbf{q}) = \lambda_{\kappa\mu} \mathbf{v}. \end{aligned} \quad (14.81)$$

Als nächstes zeigen wir, dass bestimmte Eigenwerte von \mathbf{J}_X auch Eigenwerte von \mathbf{J} sind. Mit einem gegebenen Eigenvektor \mathbf{v} zum Eigenwert $\lambda_{\kappa\mu}$ von \mathbf{J}_X erhalten wir

$$\begin{pmatrix} \mathbf{J}_X & \mathbf{J}_{XY} \\ \mathbf{J}_{YX} & \mathbf{J}_Y \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} \mathbf{v} \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathbf{J}_X \cdot \mathbf{v} \\ \mathbf{J}_{YX} \cdot \mathbf{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \lambda_{\kappa\mu} \mathbf{v} \\ \mathbf{J}_{YX} \cdot \mathbf{v} \end{pmatrix}. \quad (14.82)$$

Der konstruierte Vektor $(\mathbf{v}, 0)^T$ ist ein Eigenvektor, wenn

$$\mathbf{J}_{YX} \cdot \mathbf{v} \stackrel{!}{=} 0. \quad (14.83)$$

Der entsprechende Block \mathbf{J}_{YX} der Jacobi-Matrix hat die Struktur

$$\mathbf{J}_{YX} = (1, \dots, 1) \otimes \mathbf{C}_{YX}. \quad (14.84)$$

Daher folgt

$$\begin{aligned} \mathbf{J}_{YX} \cdot \mathbf{v} &= [(1, \dots, 1) \otimes \mathbf{C}_{YX}] \cdot (\mathbf{p} \otimes \mathbf{q}) \\ &= [(1, \dots, 1) \cdot \mathbf{p} \otimes \mathbf{C}_{YX} \cdot \mathbf{q}]. \end{aligned} \quad (14.85)$$

Dementsprechend reicht es zu zeigen, dass

$$(1, \dots, 1) \cdot \mathbf{p} \stackrel{!}{=} 0. \quad (14.86)$$

Wir multiplizieren die Eigenvektorgleichung von der linken Seite mit einem Zeilenvektor entsprechender Größe, der mit 1 gefüllt ist:

$$(1, \dots, 1) \cdot \mathbf{L} = \kappa (1, \dots, 1) \cdot \mathbf{p}. \quad (14.87)$$

Da $(1, \dots, 1) \cdot \mathbf{L} = 0$, gilt entweder $\kappa = 0$ oder $(1, \dots, 1) \cdot \mathbf{p} = 0$. Die Bedingung ist also für Eigenvektoren mit $\kappa \neq 0$ erfüllt.

Die Vielfachheit des Eigenwerts $\kappa = 0$ der Laplace-Matrix entspricht der Anzahl der Zusammenhangskomponenten des zugehörigen räumlichen Graphen. In dieser Arbeit beschränken wir uns auf zusammenhängende Graphen, daher hat der Eigenwert $\kappa = 0$ eine Vielfachheit von 1. Die Matrix \mathbf{N} hat den Eigenwert $\mu = N - 1$ genau einmal und der einzige andere Eigenwert ist $\mu = -1$. Für diesen Eigenwert gilt:

$$\mathbf{N} \cdot \mathbf{p} = -\mathbf{p}. \quad (14.88)$$

Wir multiplizieren diese Gleichung wieder von der linken Seite mit einem Zeilenvektor, der mit 1 gefüllt ist und stellen die Gleichung um:

$$\begin{aligned} (1, \dots, 1) \cdot \mathbf{N} \cdot \mathbf{p} &= -(1, \dots, 1) \cdot \mathbf{p} \\ (N - 1, \dots, N - 1) \cdot \mathbf{p} &= -(1, \dots, 1) \cdot \mathbf{p} \\ (N - 1)(1, \dots, 1) \cdot \mathbf{p} &= -(1, \dots, 1) \cdot \mathbf{p} \\ N(1, \dots, 1) \cdot \mathbf{p} &= 0 \\ (1, \dots, 1) \cdot \mathbf{p} &= 0. \end{aligned} \quad (14.89)$$

Daher gilt die Bedingung aus Gleichung (14.86) auch für Eigenvektoren mit $\mu = -1$.

Die Eigenwerte von \mathbf{J}_X mit $\kappa \neq 0$ und die Eigenwerte mit $\mu = -1$, die wir mit Hilfe der Gleichung (14.79) berechnet haben, entsprechen den räumlich inhomogenen Eigenmoden des Systems.

Als nächstes betrachten wir die räumlich homogenen Eigenvektoren. Die Laplace-Matrix \mathbf{L} und die Matrix \mathbf{N} teilen den gemeinsamen Eigenvektor $\mathbf{p} = (1, \dots, 1)^T$ mit den entsprechenden Eigenwerten $\kappa = 0$ und $\mu = N - 1$. Dieser Eigenvektor entspricht räumlich homogenem Verhalten im System, das durch die globalen Spezies beeinflusst wird. Daher ist es nicht möglich die Eigenwerte der Jacobi-Matrix, die räumlich homogenem Verhalten entsprechen, allein aus dem ersten Block \mathbf{J}_X der Matrix zu berechnen. Wir berechnen die entsprechenden Eigenwerte, indem wir die Eigenwertgleichung der Jacobi-Matrix auf den räumlich homogenen Fall vereinfachen. Dafür konstruieren wir Eigenvektoren der Form

$$\mathbf{v} = \begin{pmatrix} \mathbf{1} \otimes \mathbf{v}_X \\ \mathbf{v}_Y \end{pmatrix}, \quad (14.90)$$

mit

$$\mathbf{1} = \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix} \quad (14.91)$$

und $\dim(\mathbf{1}) = N$. Um zu zeigen, dass \mathbf{v} tatsächlich ein Eigenvektor ist, multiplizieren wir diesen mit der vollständigen Jacobi-Matrix:

$$\begin{aligned} & \begin{pmatrix} \mathbf{I} \otimes \mathbf{P}'_X - \mathbf{L} \otimes \mathbf{C}_X + \mathbf{N} \otimes \mathbf{O}_X & \mathbf{1} \otimes \mathbf{C}_{XY} \\ (1, \dots, 1) \otimes \mathbf{C}_{YX} & \mathbf{P}_Y \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \mathbf{1} \otimes \mathbf{v}_X \\ \mathbf{v}_Y \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} \mathbf{I} \cdot \mathbf{1} \otimes \mathbf{P}'_X \cdot \mathbf{v}_X - \mathbf{L} \cdot \mathbf{1} \otimes \mathbf{C}_X \cdot \mathbf{v}_X + \mathbf{N} \cdot \mathbf{1} \otimes \mathbf{O}_X \cdot \mathbf{v}_X + \mathbf{1} \otimes \mathbf{C}_{XY} \cdot \mathbf{v}_Y \\ (1, \dots, 1) \cdot \mathbf{1} \otimes \mathbf{C}_{YX} \cdot \mathbf{v}_X + \mathbf{P}_Y \cdot \mathbf{v}_Y \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} \mathbf{1} \otimes [\mathbf{P}'_X \cdot \mathbf{v}_X + (N - 1)\mathbf{O}_X \cdot \mathbf{v}_X + \mathbf{C}_{XY} \cdot \mathbf{v}_Y] \\ N\mathbf{C}_{YX} \cdot \mathbf{v}_X + \mathbf{P}_Y \cdot \mathbf{v}_Y \end{pmatrix} \stackrel{!}{=} \lambda \begin{pmatrix} \mathbf{1} \otimes \mathbf{v}_X \\ \mathbf{v}_Y \end{pmatrix}. \end{aligned} \quad (14.92)$$

Wir haben also das Eigenwertproblem für die räumlich homogenen Eigenwerte reduziert auf die Gleichung

$$\begin{pmatrix} \mathbf{P}'_X + (N - 1)\mathbf{O}_X & \mathbf{C}_{XY} \\ N\mathbf{C}_{YX} & \mathbf{P}_Y \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \mathbf{v}_X \\ \mathbf{v}_Y \end{pmatrix} = \lambda \begin{pmatrix} \mathbf{v}_X \\ \mathbf{v}_Y \end{pmatrix}. \quad (14.93)$$

Die Dimension dieser Eigenwertgleichung hängt nicht von der Größe des räumlichen Netzes ab. Das räumliche Netz geht nur durch die Anzahl der Habitate N ein. Zudem hängt diese Gleichung nicht von der räumlichen Kopplung C_X zwischen den lokalen Spezies ab.

Diese Eigenwertgleichung ermöglicht es, die räumlich homogenen Eigenmoden des Systems zu berechnen, bei denen sich alle räumlichen Habitate gleich verhalten. Die lokalen Populationen tauschen in diesen Moden untereinander keine Biomasse aus. Die globalen Räuber reagieren nur auf die im System insgesamt verfügbare Biomasse und sind dabei nicht sensitiv für die räumliche Struktur des Systems. Daher wird die Kopplung zwischen globalen und lokalen Spezies durch die lokalen Eigenmoden des Systems beschrieben.

Der gezeigte Ansatz lässt sich nicht nur auf Systeme anwenden, in denen globale Spezies mit einem Meta-Nahrungsnetz mit räumlicher Struktur gekoppelt werden. Das Prinzip funktioniert auch für Systeme aus zwei räumlich aufgelösten Meta-Nahrungsnetzen, die global gekoppelt werden. In solchen Systemen können Spezies aus dem einen Meta-Nahrungsnetz als globale Räuber in dem anderen Meta-Nahrungsnetz fungieren. Die entsprechende Herleitung befindet sich im Anhang A dieser Arbeit.

14.3. Erzeugung des Meta-Nahrungsnetzes

Die räumlichen Topologien, die in diesem Abschnitt der vorliegenden Arbeit verwendet werden, sind zufällige geometrische Graphen [34]. Diese Graphen werden erzeugt, indem N räumliche Habitate zufällig in einem Einheitsquadrat verteilt werden. Dann werden alle Paare verbunden, deren Abstand kleiner ist als die Reichweite

$$r = \frac{r'}{\sqrt{N}}, \quad (14.94)$$

wobei r' zufällig zwischen 1.4 und 2 für jeden Graphen gewählt wurde, um ein größeres Intervall des mittleren Grads der Graphen abzudecken. Der mittlere Grad reicht dabei von etwa 1.8 bis 9. Die zufälligen geometrischen Graphen wurden dabei mit periodischen Randbedingungen erzeugt, um Randeffekte zu vermeiden. Nur zusammenhängende Graphen wurden verwendet. Eine ausführlichere Erklärung zu zufälligen geometrischen Graphen befindet sich in Kapitel 5.

In den meisten Simulationen wurden räumliche Netze mit $N = 10$ Habitaten verwendet. Tests mit einer größeren Anzahl von Habitaten haben keine qualitative Änderung der Ergebnisse gezeigt. Eine größere Zahl von Habitaten führt zu einem dichteren Spektrum der Laplace-Matrix, während die Breite des Spektrums vergleichbar bleibt.

Sofern nicht anders spezifiziert, wurde das Nischenmodell [123] verwendet, um die lokalen Nahrungsnetze und somit die Beziehungen zwischen den verschiedenen Spezies festzulegen. Siehe Kapitel 4 für eine ausführliche Erklärung des Nischenmodells. Den Spezies wird im Nischenmodell ein Nischenwert zwischen 0 und 1 zugewiesen. Es wurde eine Konnektivität von 0.25 festgelegt und es wurden nur zusammenhängende Netze verwendet. Für Systeme mit globaler Spezies wurde die Spezies mit dem größten Nischenwert als globaler Spitzenräuber ausgewählt.

Die Nischenwerte sind mit der Körpermasse korreliert. Daher wurde eine allometrische Skalierung der Rate des Biomassenumsatzes implementiert:

$$\alpha_i \sim 10^{-2n_i}. \quad (14.95)$$

Die Struktur des räumlichen Habitatnetzwerks und des lokalen Nahrungsnetzes gibt Beziehungen zwischen verschiedenen Skalenparametern vor:

- Die Rate des gesamten Biomassenumsatzes setzt sich für die lokalen Spezies aus dem Biomassenumsatz durch Ausbreitung im räumlichen Netz und dem Biomassenumsatz durch die lokale Dynamik zusammen. Der Beitrag der Lokaldynamik schließt Interaktionen mit globalen Spezies ein. Um homogene Fixpunkte zu erhalten, nehmen wir an, dass der Biomassenfluss durch jeden Link des räumlichen Netzes gleich ist. Daher ist der Biomassenumsatz, der in einem Habitat durch räumliche Ausbreitung verursacht wird, proportional zur Anzahl der entsprechenden Links. Da die Zahl der eingehenden und ausgehenden Links für die Knoten in den verwendeten ungerichteten räumlichen Graphen gleich ist, heben sich Gewinn und Verlust von Biomasse durch die räumliche Komponente gegenseitig auf, daher gilt $\nu = \rho$. Diese Bedingung wird erfüllt, indem jeder lokalen Spezies ein zufälliger Faktor $a_i \in [0, 1]$ zugewiesen wird, der das Verhältnis zwischen lokalem Biomassenumsatz

$$\alpha_{p_{X_i^k}} = \tilde{\nu}_{X_i^k} \alpha_{X_i^k} = \tilde{\rho}_{X_i^k} \alpha_{X_i^k} = a_i \cdot 10^{-2n_{X_i}} \quad (14.96)$$

und Biomassenumsatz durch einen räumlichen Link festlegt

$$\alpha_{C_{X_i^k X_i^l}} = \nu_{X_i^k X_i^l} \alpha_{X_i^k} = \rho_{X_i^k X_i^l} \alpha_{X_i^k} = (1 - a_i) \cdot 10^{-2n_{X_i}}. \quad (14.97)$$

Für globale Spezies gilt einfach:

$$\alpha_{Y_i} = 10^{-2n_{Y_i}}. \quad (14.98)$$

- In unserem Modell gewinnen die basalen Spezies Biomasse ausschließlich durch Primärproduktion. Das heißt für basale Spezies gilt $\delta = 0$.
- Der einzige Biomassenzuwachs von Konsumenten, also allen Spezies, die selbst über Beute verfügen, kommt durch den Konsum eben dieser Beute zustande. Also gilt für alle Räuber $\delta = 1$.
- Um die Werte der Skalenparameter β und χ konsistent festzulegen, wird zunächst jedem Link zwischen einem Räuber i und einer Beute j eine zufällige Linkstärke s_{ij} zugewiesen. Dabei wird die Standardnormalverteilung verwendet. Für negative Werte wird der Absolutbetrag verwendet. Dazu zählen auch die Links der globalen Spezies. Wir interpretieren diese Linkstärken als die Biomasse, die pro Zeiteinheit durch den entsprechenden Link fließt. Die Parameter β und χ sind die relativen Beiträge der Fresslinks zum Biomassenverlust beziehungsweise zum Biomassengewinn für jeden Knoten im lokalen Nahrungsnetz. Die Parameter werden also aus der Linkstärke s_{ij} berechnet:

$$\beta_{ij} = \frac{s_{ij}}{\sum_n s_{nj}}, \quad \chi_{ij} = \frac{s_{ij}}{\sum_n s_{in}}, \quad (14.99)$$

wobei die Summen nur über die lokalen Spezies gebildet werden. Ein Beispielnahrungsnetz mit 5 Spezies wird in Abbildung 14.2 gezeigt.

- Um zwischen den lokalen und globalen Verlusten zu unterscheiden, wird der Skalenparameter ξ eingeführt. Dieser ist der Anteil des Verlustes durch Jagd durch den globalen Räuber (Index g) und wird berechnet als

$$\xi_i = \frac{s_{gi}}{\sum_n s_{ni}}, \quad (14.100)$$

mit der Summe über alle Spezies einschließlich des globalen Räubers.

- Der Anteil des Biomassenverlusts durch Jagd σ wird zufällig zwischen 0 und 1 für alle Beutespezies separat bestimmt. Für Spitzenräuber gilt $\sigma = 0$.

Die nichtkonstanten Exponentenparameter werden zufällig aus den in Tabelle 14.2 spezifizierten Intervallen mit Gleichverteilungen gezogen. Dabei werden die drei genannten Modelle unterschieden.

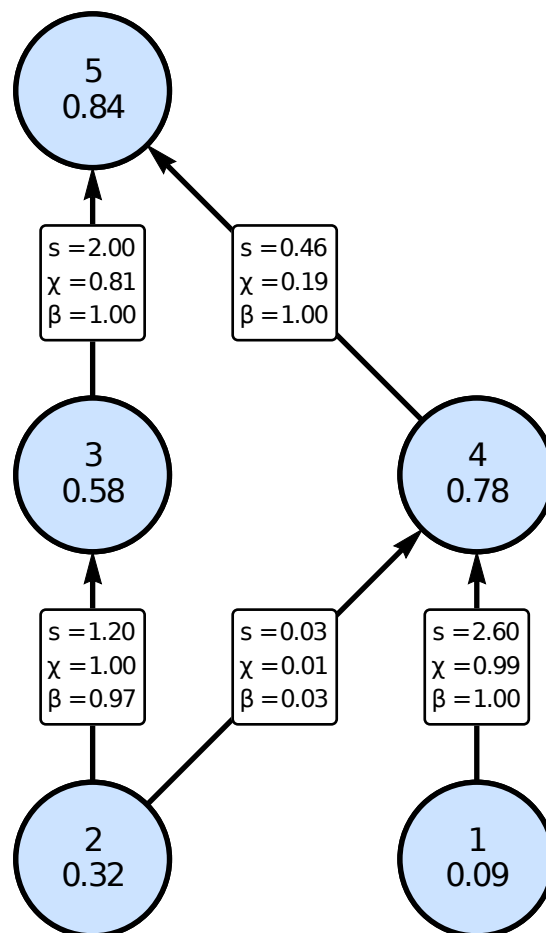


Abbildung 14.2.: Darstellung für die Verteilung der Skalenparameter am Beispiel eines Nahrungsnetzes mit fünf Spezies. In den Kreisen sind der Index der Spezies und der Nischenwert gegeben. Auf den Links ist die relative Linkstärke s angegeben, sowie die Skalenparameter χ und β . Entsprechend Gleichung (14.99) addieren sich die β für eine gegebene Beute zu 1 auf, wie zum Beispiel für Spezies 2, die von den Spezies 3 and 4 gefressen wird. Außerdem addieren sich die χ für einen gegebenen Räuber zu 1 auf, wie zum Beispiel für Spezies 4, die Spezies 1 und 2 frisst.

14.4. Ensemblegrößen

Für die statistische Untersuchung des Modells werden, wie zuvor beschrieben, verschiedene Ensembles von Netzen gebildet. Für diese Ensembles wird der Anteil der stabilen Netze berechnet. In diesem Abschnitt sind die Größen der im Ergebnisteil diskutierten Ensembles aufgeführt. Zudem wird angegeben, wie die Standardabweichung für den Anteil stabiler Netze geschätzt wurde.

Für die Systeme in den Abbildungen 15.1, 15.2 und 15.3 wurden Ensembles mit 10^6 Netzen pro Klasse verwendet.

In Abbildung 15.4 wurde ein Ensemble mit mehr als 10^7 Netzen verwendet. Der Vergleichswert der Stabilität des Systems ohne globalen Räuber in Abbildung 15.4 (a) wurde mit einem Ensemble von 10^6 Netzen berechnet. In Abbildung 15.4 (b) wurden nur Bins mit ausreichender Statistik gezeigt. Die Statistik ist schlechter für extremere Kombinationen von Beutezahlen und Größen des Nischenintervalls.

Für die Systeme in Abbildung 15.5 wurden Ensembles verschiedener Größe verwendet. Die Größe reicht von $3.1 \cdot 10^6$ für die stabileren Systeme bis über $1.3 \cdot 10^7$ für die am wenigsten stabilen Systeme. Für drei der am wenigsten stabilen Klassen wurde nicht einmal ein einziges stabiles Netz gefunden.

In Abbildung 15.6 wurde ein Ensemble mit mehr als $3.5 \cdot 10^7$ Netzen verwendet. Der Vergleichswert der Stabilität des Systems ohne globalen Räuber wurde mit einem Ensemble von $5 \cdot 10^6$ Netzen berechnet.

Der Anteil der stabilen Netze, kurz *PSW* vom englischen *Proportion of Stable Webs*, wird berechnet als

$$PSW = \frac{N_{\text{stable}}}{N}, \quad (14.101)$$

wobei N die Anzahl der getesteten Netze ist und N_{stable} die Anzahl der stabilen Netze, die in der gegebenen Stichprobe gefunden wurde. Die Standardabweichung des Anteils stabiler Netze ist gegeben durch

$$\Delta PSW = \frac{\sqrt{N_{\text{stable}}}}{N}. \quad (14.102)$$

Fehlerbalken werden nur gezeigt, wenn die Standardabweichung groß genug ist, dass diese im Maßstab des Plots zu erkennen sind. In Abbildung 15.3 sind die Fehlerbalken kleiner als die Linienstärke, die im Plot verwendet wird.

15. Ergebnisse

Im Folgenden vergleichen wir die Stabilität von Systemen mit globalem Spitzenräuber mit Systemen mit lokalem Spitzenräuber und Systemen, in denen der Spitzenräuber fehlt. Dann untersuchen wir, wie die Stabilität von der Sensitivität des Räubers zur Beutebiomasse und der Anzahl an Beutepopulationen abhängt. Zunächst werden dabei homogene Systeme betrachtet. Am Schluss werden die Ergebnisse mit kleineren heterogenen Systemen verglichen.

15.1. Homogene Systeme

Wir quantifizieren die Stabilität als Anteil stabiler Netze in einem Ensemble von Systemen, die dem gleichen Modell entsprechen. Ein Netz ist stabil, wenn alle Eigenwerte der Jacobi-Matrix negative Realteile haben. Ein Ensemble wird durch die Zahl der lokalen Spezies S , die Anzahl der globalen Spezies S' , die Anzahl der räumlichen Habitate N und einem Satz von Intervallen für die generalisierten Parameter charakterisiert. Jedes System im Ensemble wird erzeugt, indem ein zufälliger geometrischer Graph, ein Nischennetz mit $S + S'$ und ein Satz generalisierter Parameter erzeugt werden. Für die Systeme mit globalem Räuber wird die Spezies mit dem größten Nischenwert als globale Spezies ausgewählt. Die Anzahl der globalen Spezies ist entweder $S' = 0$ oder $S' = 1$. Die Parameterintervalle finden sich in Tabelle 14.2. Die Größen der verwendeten Ensembles sind in Abschnitt 14.4 angegeben.

Abbildung 15.1 zeigt einen Vergleich zwischen dem Anteil stabiler Netze in denen der Spitzenräuber entweder als globale oder als lokale Spezies hinzugefügt wurde. Der Anteil stabiler Netze ist in allen betrachteten Fällen für Systeme mit globalem Spitzenräuber größer als für Systeme mit lokalem Spitzenräuber. Der Unterschied liegt in den betrachteten Systemen zwischen 20% und 200%. Für die instabilen Systeme wurde ausgewertet, ob die führende instabile Mode homogen oder inhomogen ist. Homogene Instabilitäten machen nur einen geringen Anteil aus. Das liegt daran, dass es mehr inhomogene als homogene Eigenmoden gibt. Abbildung 15.2 zeigt, dass der Anteil stabiler Netze in etwa gleich bleibt, wenn der globale Spitzenräuber aus dem System entfernt wird.

Unter den instabilen Systemen ist der Anteil von homogenen und inhomogenen führenden Moden ebenfalls fast gleich. Das ist der Fall, weil das zugrundeliegende Eigenwertproblem für die Stabilität des homogenen Systems über zwei Arten von Lösungen verfügt. Die erste Art repräsentiert die inhomogenen Eigenmoden, für die der globale Räuber den Eintrag 0 im entsprechendem Eigenvektor hat. Die andere Art der Lösungen repräsentiert die Kopplung der globalen Spezies mit dem räumlichen Teil des Systems und entspricht den räumlich homogenen Eigenvektoren. Wenn der globale Räuber entfernt wird, bleibt der räumlich inhomogene Teil des Eigenwertproblems, der die meisten Moden ausmacht, nahezu unverändert. Daher hat das Entfernen des globalen Räubers keinen starken Einfluss auf den Anteil stabiler Netze. Die Details zum Eigenvektorproblem können der Herleitung in Abschnitt 14.2 entnommen werden.

Um ein besseres Verständnis darüber zu erlangen, wie der globale Räuber Einfluss auf die Stabilität nimmt, wurde die Änderung der Stabilität über zwei Schlüsselparameter der Jagd untersucht. Der Parameter γ beschreibt die Sensitivität der Nahrungsaufnahme eines Räubers auf die für den Räuber insgesamt verfügbare Beutebiomasse. Der Parameter λ beschreibt dagegen die Sensitivität der Nahrungsaufnahme des Räubers auf eine bestimmte Beutepopulation. Es ist bekannt, dass beide Parameter eine positive Korrelation mit der Stabilität des Systems haben [38]. Der Grund dafür ist, dass niedrige γ gesättigten Räubern entsprechen, die nur begrenzt die Populationen ihrer Beute kontrollieren können. Niedrige λ bedeuten, dass ein Räuber wenig

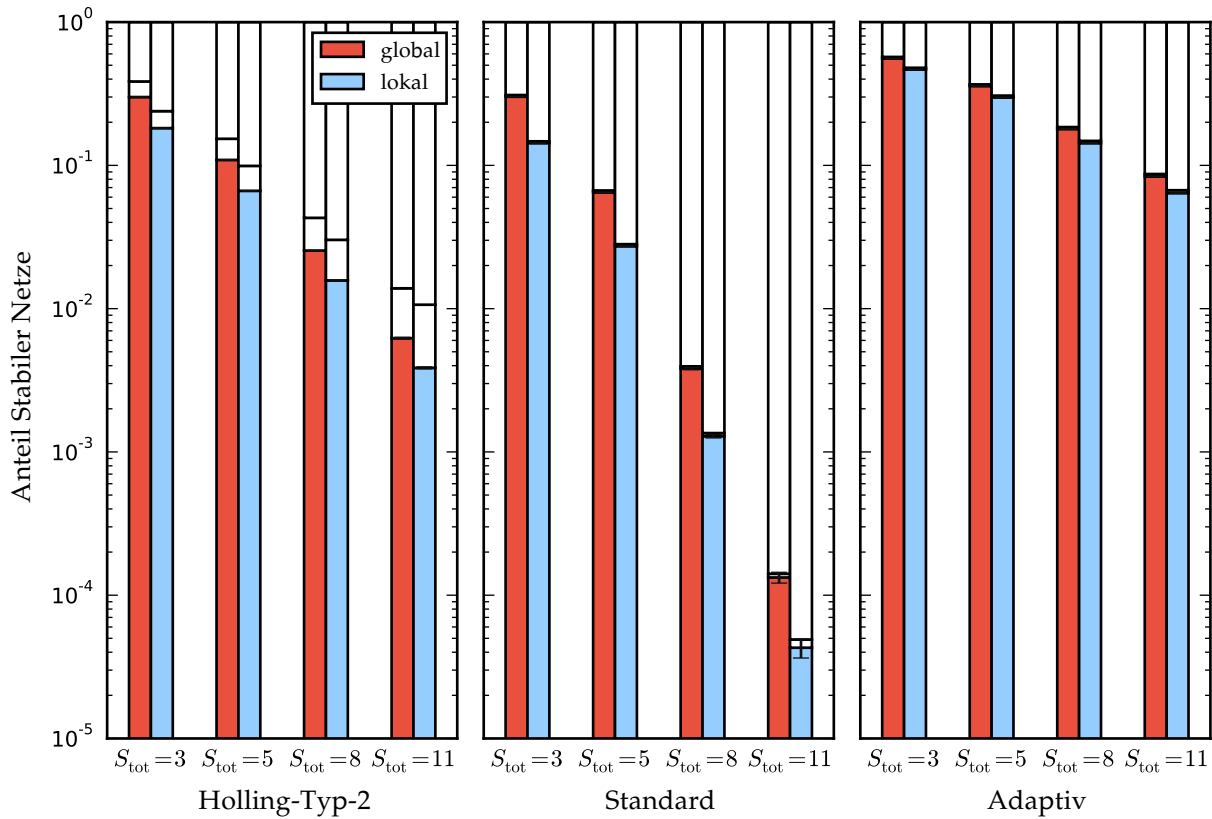


Abbildung 15.1.: Anteil stabiler Netze für 10-Habitat-Systeme mit einem globalen Räuber (rot) und Systeme mit einem lokalen Spitzenräuber (blau) für die drei Modelle mit den in Tabelle 14.2 gelisteten Parameterintervallen und für verschiedene Anzahlen von Spezies $S_{\text{tot}} = S + S'$. Die horizontale Linie trennt den kleinen Anteil instabiler Netze, deren führender Eigenwert zu einer räumlich homogenen Mode gehört, von dem größeren Anteil der instabilen Netze mit entsprechenden räumlich inhomogenen Moden. Die Abbildung zeigt, dass die Stabilität abnimmt, wenn man einen globalen Räuber lokal macht. Der größte Teil der Instabilitäten ist inhomogen und entspricht daher musterbildenden Moden.

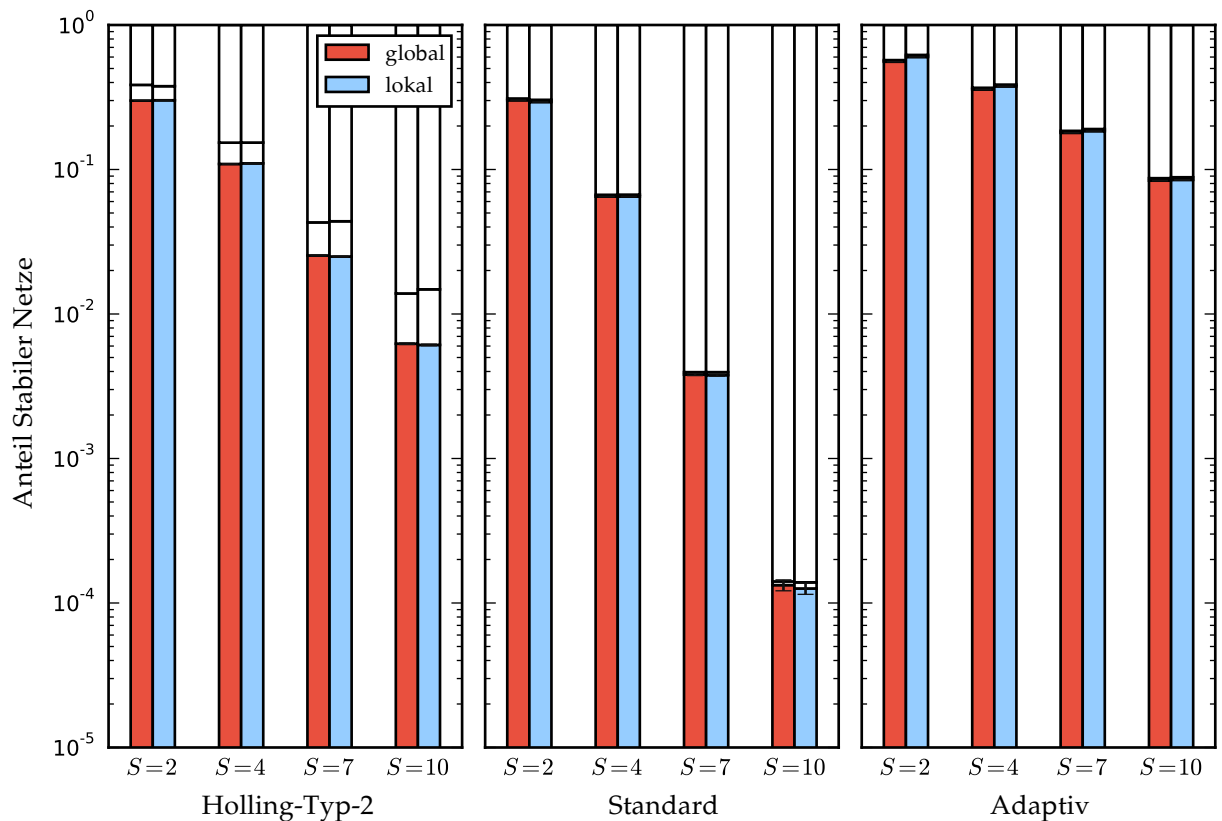


Abbildung 15.2.: Gleich wie Abbildung 15.1, nur dass in den Systemen ohne globalen Räuber kein entsprechender lokaler Räuber existiert. Die Systeme ohne globalen Räuber haben also insgesamt eine Spezies weniger. Der Anteil stabiler Netze und der Anteil beider Arten von Instabilitäten sind sehr ähnlich in den Systemen mit und ohne globalen Räuber. Im Vergleich zur vorherigen Abbildung sieht man, dass das Hinzufügen eines globalen Räubers die Stabilität nicht verringert.

sensibel auf die Größe einer bestimmten Beutepopulation reagiert und somit kleine ebenso wie große Populationen dezimiert und somit keine balancierende Wirkung hat. Damit ein Räuber also einen stabilisierenden Einfluss entfalten kann, muss sein Jagdverhalten abhängig von der Dichte der Beutepopulationen sein.

Wir betrachten zwei Arten von Nahrungsnetzen mit drei Spezies. Im ersten Fall handelt es sich um ein System mit einem Generalisten als Spitzenräuber und im zweiten Fall um eines mit einem Spezialisten als Spitzenräuber (siehe Abbildung 15.3 (c) und (f)). Wir vergleichen die Situation mit globalem Spitzenräuber mit Situationen, in denen der Spitzenräuber entweder lokal ist oder komplett fehlt. Im letzteren Fall handelt es sich also um ein System mit nur zwei Spezies.

Die Abhängigkeit der Stabilität vom Exponentenparameter γ des Spitzenräubers ist in Abbildung 15.3 (a) und (d) aufgetragen. Wie zuvor ist die Stabilität des Systems mit dem globalen Räuber höher als die des Systems mit lokalem Spitzenräuber. Weiterhin ist die Stabilität für das System mit generalistischem globalen Spitzenräuber größer, als die Stabilität für das Referenzsystem mit $S = 2$ Spezies, wenn γ größer als 0.25 ist. Mit dem spezialisierten Spitzenräuber ist die Stabilität niedriger als im kleineren Vergleichssystem, erreicht dessen Stabilität aber für große γ .

Die Abhängigkeit der Stabilität vom Exponentenparameter γ ist in Abbildung 15.3 (b) und (e) dargestellt. Auch hier stimmt die Beobachtung mit der für den Parameter γ überein. Die Stabilität des Systems mit globalem Räuber übersteigt die des 2-Spezies-Referenzsystems, wenn der Parameter λ einen Wert von etwa 1.3 überschreitet.

Für die Systeme mit drei Spezies hat der globale Generalist im Gegensatz zum globalen Spezialisten einen stabilisierenden Effekt. Aus diesem kleinen System lässt sich aber noch nicht nachvollziehen, ob der stabilisierende Effekt durch die größere Anzahl von Beutespezies bedingt wird oder ob es daran liegt, dass der Spitzenräuber in diesem Fall ein Omnivore ist, der aus verschiedenen trophischen Ebenen frisst. Um das zu untersuchen, haben wir Systeme mit mehr Spezies betrachtet und dabei ausgewertet, wie die Stabilität mit der Anzahl der Beutespezies und mit der trophischen Spannweite der Beutespezies des globalen Räubers in diesen größeren Systemen zusammenhängt. Abbildung 15.4 (a) zeigt den Anteil stabiler Netze für ein System mit $S = 10$ lokalen Spezies und einem globalen Räuber in Abhängigkeit von der Anzahl der Beutespezies des globalen Räubers. Eine größere Zahl von Beuten ist mit einem größeren Anteil stabiler Netze korreliert. Wenn der globale Räuber über vier Beutespezies verfügt, erreicht die Stabilität die des Systems ohne globalen Räuber und überschreitet diese für größere Beutezahlen.

In Abbildung 15.4 (b) wird der Anteil stabiler Netze in Abhängigkeit von der Größe des Nischenintervalls und der Anzahl der Beute Spezies des globalen Räubers gezeigt. Die Größe des Nischenintervalls ist dabei als Differenz des größten und des kleinsten Nischenwerts der Beutespezies des globalen Räubers definiert. Eine größeres Nischenintervall impliziert, dass der Räuber im Mittel von mehr trophischen Ebenen frisst. Die Abbildung zeigt, dass der globale Räuber den größten stabilisierenden Effekt hat, wenn er von einer großen Zahl von Spezies frisst, die über ähnliche Nischenwerte verfügen. Das deutet darauf hin, dass das Fressen von verschiedenen trophischen Ebenen nicht der stabilisierende Faktor im betrachteten System ist.

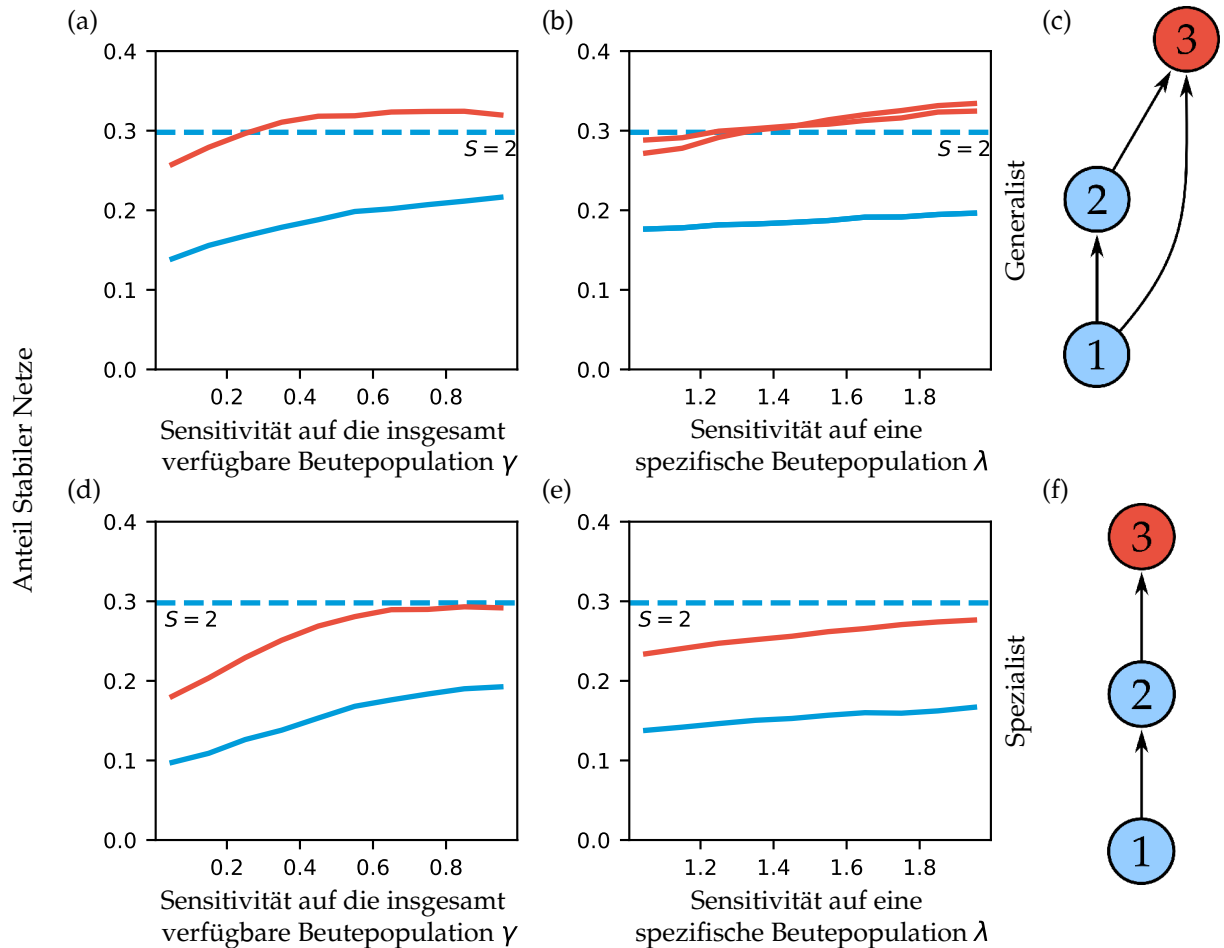


Abbildung 15.3.: Vergleich des Anteil stabiler Netze für 10-Habitat-Systeme der Klasse Holling-Typ-2 als Funktion von Exponentenparametern der Jagd des Spitzenräubers (Spezies 3) eines Nahrungsnetzes bestehend aus drei Spezies mit Omnivoren (oben) und einer Nahrungskette aus drei Spezies (unten), wobei der Spitzenräuber entweder global (rot) oder lokal (blau) ist. Betrachtet werden die Sensitivität der Jagd des Spitzenräubers zur insgesamt verfügbaren Beutebiomasse γ und die Sensitivität der Jagd des Spitzenräubers auf eine spezifische Beutepopulation λ . Zudem ist als Vergleichswert der mittlere Anteil stabiler Netze für das 2-Spezies-System, in dem Spezies 3 fehlt, als gestrichelte horizontale Linie eingezeichnet. In Abbildung (b) gibt es jeweils zwei separate Kurven, da der Spitzenräuber über zwei Beuten verfügt. Im lokalen Fall liegen beide Kurven ununterscheidbar übereinander. Die Daten zeigen, dass Systeme mit globalem Spitzenräuber stabiler sind als solche mit lokalem Spitzenräuber. Das Nahrungsnetz mit dem globalen Generalisten ist stabiler als die 3-Spezies-Nahrungskette und sogar auch stabiler als das 2-Spezies-Referenzsystem, wenn die Sensitivitäten groß genug sind.

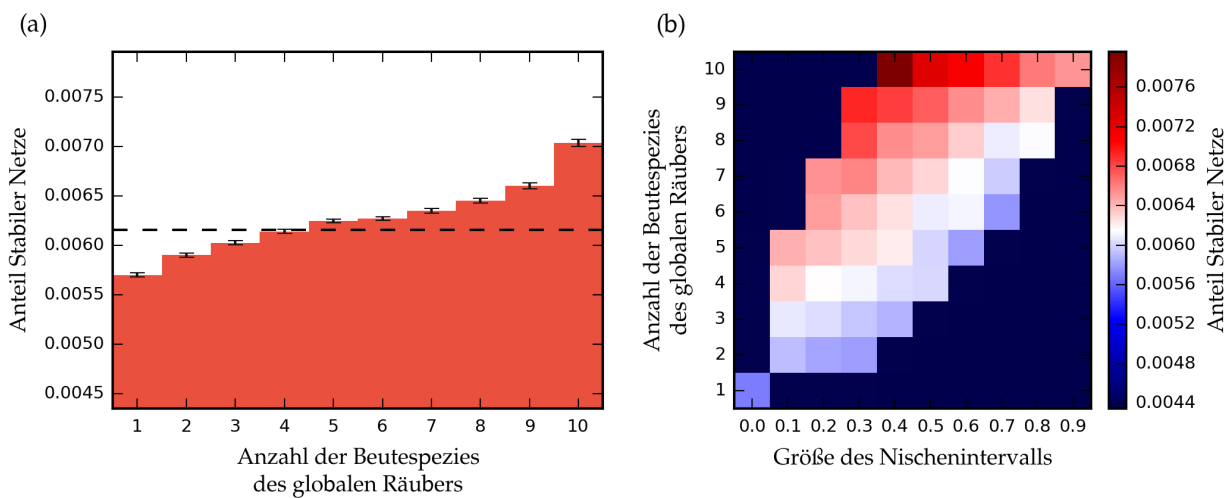


Abbildung 15.4.: **(a)** Anteil stabiler Netze für 10-Habitat-Systeme der Klasse Holling-Typ-2 mit $S = 10$ lokalen Spezies und einem globalen Spitzenräuber für verschiedene Beutezahlen des globalen Räubers. Die gestrichelte Linie zeigt die mittlere Stabilität des Systems, in dem der globale Räuber entfernt wurde. Die Stabilität des Systems steigt, wenn der globale Räuber über mehr Beutespezies verfügt. Für mehr als vier Beutespezies übersteigt die Stabilität des Systems mit globalem Räuber die des Vergleichssystems ohne diesen. **(b)** Anteil stabiler Netze für das gleiche System wie in Abbildung 15.4 a, wobei zusätzlich die Abhängigkeit von der Größe des Nischenintervalls gezeigt wird. Die Größe des Nischenintervalls ist die Differenz zwischen dem größten und dem kleinsten Nischenwert der Beutespezies des globalen Räubers. Weiße Farbe entspricht dem Anteil stabiler Netze im Vergleichssystem ohne globalen Räuber, rote Farbe höherer und blaue Farbe niedriger Stabilität als im Vergleichssystem.

15.2. Heterogene Systeme

Die zuvor gezeigten Resultate wurden durch die Analyse eines räumlich homogenen Modells gewonnen. Ein heterogenes Modell zu untersuchen wäre allerdings realistischer, da natürliche Systeme immer über Inhomogenitäten verfügen. Da sich für solche Systeme die Master-Stability-Funktion nicht mehr wie zuvor anwenden lässt, müssen wir in diesem Fall die Eigenwerte direkt durch numerische Diagonalisierung der Jacobi-Matrix berechnen. Dadurch wird der Rechenaufwand erheblich größer.

Heterogenität wird in das System eingeführt, indem die Exponentenparameter in jedem Habitat unabhängig verteilt werden. Dafür werden aber weiterhin in allen Habitaten die gleichen Intervalle verwendet (Tabelle 14.2). Außerdem wird in jedem Habitat die gleiche Nahrungsnetzstruktur verwendet. Daher erhalten wir die gleichen Skalenparameter in jedem Habitat. Dabei ist zu beachten, dass diese Vorgehensweise alle Korrelationen zwischen den Exponentenparametern vernachlässigt. Diese Heterogenität ist also stärker, als wir es in der Natur erwarten würden.

Abbildung 15.5 zeigt den Anteil stabiler Netze. Die Abbildung ist analog zu Abbildung 15.1, aber für ein kleineres heterogenes System mit fünf räumlichen Habitaten. Zum Vergleich zeigt die Abbildung auch die Daten homogener Netze gleicher Größe. Ein offensichtlicher Unterschied ist es, dass die heterogenen Systeme insgesamt einen geringeren Anteil stabiler Netze haben als die homogenen Systeme. Das muss aber nicht immer der Fall sein. In vorangegangenen Arbeiten wurde gezeigt, dass Heterogenität sowohl einen stabilisierenden als auch destabilisierenden Einfluss in generalisierten Modellen haben kann [35].

Abbildung 15.6 zeigt die Abhängigkeit der Stabilität von der Anzahl der Beuten des globalen Räubers. Die Ergebnisse sind analog zu denen in Abbildung 15.4 (a), aber für ein heterogenes System mit $S = 7$ lokalen Spezies. Der Plot zeigt den gleichen Trend wie für das homogene System. Eine größere Anzahl von Beuten sorgt für einen größeren Anteil stabiler Netze. Außerdem ist der Anteil stabiler Netze immer größer als der im Vergleichssystem ohne globalen Räuber. In unserem heterogenen Beispielsystem ist der stabilisierende Effekt des globalen Räubers also größer als im betrachteten homogenen System.

Im Allgemeinen stimmen unsere Resultate für räumlich heterogene Systeme qualitativ mit denen für homogene Systeme überein. Das legt nahe, dass die Erkenntnisse, die aus Untersuchungen homogener Systeme gewonnen wurde, über eine breite Gültigkeit verfügen.

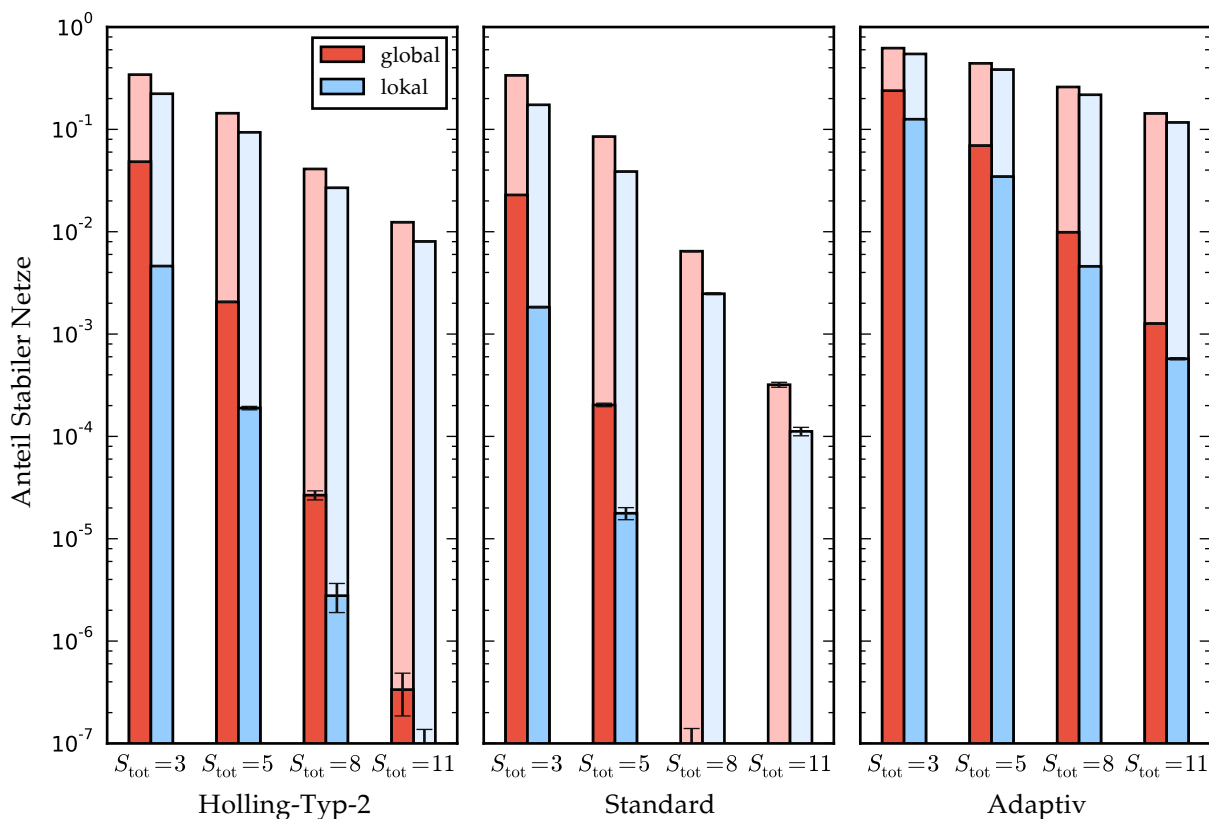


Abbildung 15.5.: Anteil stabiler Netze für 5-Habitat-Systeme mit globalem Spitzenräuber (rot) und Systemen mit lokalem Spitzenräuber (blau) für die drei in Tabelle 14.2 spezifizierten Modelle und für verschiedene Spezieszahlen $S_{\text{tot}} = S + S'$. Die Abbildung zeigt, dass das System auch für allgemeinere inhomogene Meta-Nahrungsnetze an Stabilität verliert, wenn man den globalen Räuber lokal macht. Die leichter schattierten Balken zeigen den Anteil stabiler Netze in entsprechenden homogenen Systemen. In dem hier gezeigten Fall haben die heterogenen Meta-Nahrungsnetze eine niedrigere mittlere Stabilität als deren homogene Gegenstücke.

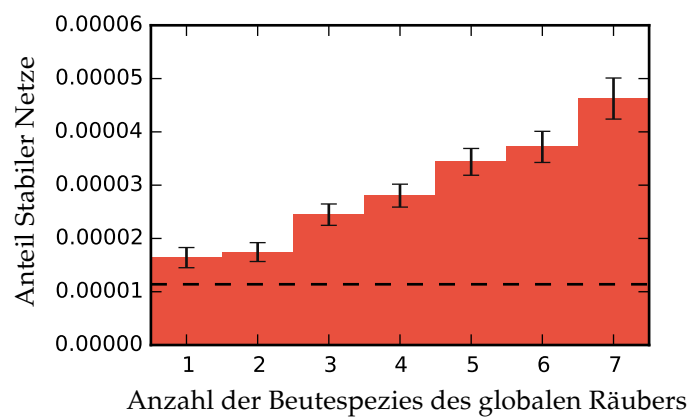


Abbildung 15.6.: Anteil stabiler Netze für 5-Habitat-Systeme mit einem globalen Spitzenräuber und $S = 7$ lokalen Spezies für die als Holling-Typ-2 klassifizierten Parameterintervalle aus Tabelle 14.2. Die Abbildung zeigt, dass eine größere Anzahl an Beutespezies des globalen Räubers zu stabileren Systemen führt. Das stimmt mit dem homogenen Fall aus Abbildung 15.4 (a) überein. Die Stabilität des Systems ohne den Spitzenräuber ist durch die gestrichelte Linie eingezeichnet. Es zeigt sich, dass die Stabilität des Vergleichssystems ohne globalen Räuber in diesem Fall generell kleiner ist.

16. Diskussion

Unsere Untersuchungen haben gezeigt, dass globale Spitzenräuber einen beträchtlichen stabilisierenden Effekt in Meta-Nahrungsnetzen haben können. Die Ergebnisse wurden für drei verschiedene Klassen von Modellen mit einer breiten Verteilung von Parametern gefunden. Diese Breite der Untersuchung war durch die Anwendung der generalisierten Methode möglich, die nicht von den expliziten Formen der Funktionen abhängt, welche die Interaktionen beschreiben. Die mittlere Stabilität von Meta-Nahrungsnetzen mit globalem Spitzenräuber war größer als die von Systemen, in denen der Spitzenräuber eine lokale Spezies war. Dies wurde in den Abbildungen 15.1 und 15.5 gezeigt. Der Unterschied macht oft einen Faktor von zwei aus. Das bedeutet, wenn man einen globalen Spitzenräuber in einem stabilen System lokal macht, ist die Chance etwa 50%, dass das System instabil wird. Aus Abbildung 15.1 haben wir außerdem gefolgert, dass der stabilisierende Effekt zu einem Hauptteil darauf beruht musterbildende Instabilitäten zu unterdrücken.

In einer detaillierteren Untersuchung haben wir herausgefunden, dass die Stabilität des Meta-Nahrungsnetzes steigt, wenn der globale Räuber mehr Beutespezies hat. In vielen Fällen übersteigt dabei die Stabilität des Meta-Nahrungsnetzes mit globalem Räuber die eines Meta-Nahrungsnetzes ohne einen solchen Räuber. Das ist in den Abbildungen 15.4 und 15.6 zu sehen. Dieser Effekt scheint in heterogenen Systemen, also Systemen mit unterschiedlichen Biomassendichten im Gleichgewicht, ausgeprägter zu sein, wie ein Vergleich zwischen den genannten Abbildungen zeigt.

Ripple *et al.* [97] beschreiben eine Vielzahl von Funktionen, die große Räuber in Ökosystemen auf der ganzen Welt erfüllen. Laut diesen Autoren sind Spitzenräuber wichtig, um die Populationen der niedrigeren trophischen Ebenen zu kontrollieren. Dazu zählen sowohl Mesoprädatoren [99] als auch Herbivoren. Ein Rückgang der großen Spitzenräuber wird oft von einem direktem Anstieg der Mesoprädatoren begleitet. Indirekte Auswirkungen können sich aber auf das gesamte Nahrungsnetz auswirken. Durch die größere Menge an Mesoprädatoren können die Populationen auf den unteren trophischen Ebenen zurückgehen. Außerdem kann trotz des Anstiegs der Mesoprädatorenpopulationen eine geringere Anzahl von Spitzenräubern zu einer geringeren Kontrolle der Herbivorenpopulationen und somit zu einem geringerem Aufkommen von Pflanzen führen. Außerdem werden große Räuber als wichtiger Faktor der Widerstandsfähigkeit eines Ökosystems gegen invasive Spezies betrachtet. Ein Verlust der großen Spitzenräuber kann daher verheerende Konsequenzen haben.

Das Ausmaß in dem Habitate fragmentiert werden, hat starke Auswirkungen auf die Funktion und Stabilität von Ökosystemen [31] und insbesondere auf Spitzenräuber [99]. Räuber mit großen Revieren sind negativ durch die Fragmentierung ihrer Lebensräume betroffen. Sie sind am stärksten durch Randeffekte betroffen, wie zum Beispiel durch Konflikte mit Menschen [125]. Unsere Ergebnisse zeigen, dass der stabilisierende Effekt der großen Spitzenräuber maßgeblich von deren Fähigkeit abhängt, sich frei in ihren Einzugsgebieten bewegen zu können, da sonst aus globalen Räubern lokale Räuber werden. Durch die Fragmentierung der Lebensräume werden die globalen Räuber mit großen Einzugsgebieten aber lokaler. Im Licht unserer Ergebnisse bedeutet das, dass selbst wenn ein Spitzenräuber in der Lage war, die Fragmentierung seines Lebensraums zu überstehen, dieser dennoch seine stabilisierenden Eigenschaften einbüßt. Frühere Ergebnisse haben gezeigt, dass die Fragmentierung des Lebensraums die trophische Rolle eines Spitzenräubers komplett verändern kann [63].

Zusammengefasst heben die Ergebnisse die Wichtigkeit von Spitzenräubern mit großer Reichweite für die Stabilität von Ökosystemen hervor. Der Rückgang dieser Räuber in natürlichen Systemen ist ein ernsthaftes Problem. Das Aussterben von jagenden Säugetieren, wie dem europäischen Braunbär, dem Luchs und dem Wolf auf den britischen Inseln ist nur eins von vielen Beispielen. Während das Aussterben einiger Arten durch Veränderungen an der Umgebung oder dem Klima verursacht wurden, spielen anthropogene Einflüsse die

größte Rolle. Die ökologischen Auswirkungen eines solchen Artensterbens auf Inseln kaskadieren durch ökologische Netzwerke und es braucht Jahrzehnte, bis die Auswirkungen vollständig offenbar werden [124]. Der Schutz oder das Wiedereinführen von großen Spitzenräubern hat daher eine große Relevanz. Unsere Untersuchung zeigt aber, dass zudem die großen Einzugsbereiche dieser Räuber wiederhergestellt werden müssen, wenn diese einen wirksamen stabilisierenden Effekt haben sollen.

Teil V.

Schätzung der Eigenwerte der Jacobi-Matrix aus stochastischen Zeitreihen

Schätzung der Eigenwerte der Jacobi-Matrix aus stochastischen Zeitreihen

Die Jacobi-Matrix eines dynamischen Systems beschreibt in erster Näherung die Antwort des Systems auf Störungen. Dies wurde in den vorherigen Abschnitten dieser Arbeit im Rahmen der linearen Stabilitätsanalyse von verschiedenen Systemen ausgenutzt. Umgekehrt ist es aber auch möglich die Jacobi-Matrix eines Systems zu schätzen, indem man dessen Reaktion auf zufällige Fluktuationen betrachtet. In diesem Teil der vorliegenden Arbeit wird eine geschlossene analytische Form für die Schätzung der Jacobi-Matrix eines Systems aus einer entsprechenden Zeitreihe vorgestellt. Mit der Jacobi-Matrix eines Systems ist es möglich eine Vielzahl von mathematischen Analyseverfahren anzuwenden, die es ermöglichen ein tieferes Verständnis des Systems zu erlangen. In dieser Arbeit wird der führende Eigenwert der geschätzten Jacobi-Matrix berechnet und als Frühwarnsignal für kritische Übergänge des Systems verwendet. Als Beispiel dafür dient ein ökologisches Meta-Nahrungsnetzmodell. Dabei handelt es sich, so wie in den vorherigen Teilen dieser Arbeit diskutiert, um hochgradig nichtlineare, mehrschichtige Netzwerke. Die Analyse der Ergebnisse zeigt, dass eine hohe Genauigkeit erzielt werden kann. Dabei ist die Menge der für die Analyse benötigten Daten immer noch sehr groß.

Dieser Teil der vorliegenden Arbeit basiert auf einer Zusammenarbeit mit Edmund Barter, Thilo Gross und Barbara Drossel [9]. Die Methode für die Analyse wurde von Edmund Barter und Thilo Gross entwickelt. Die gezeigte Herleitung der Methode zur Schätzung von Jacobi-Matrizen wurde von Thilo Gross basierend auf der Vorarbeit von Edmund Barter erarbeitet. Der Autor dieser Arbeit hat die expliziten stochastischen Meta-Nahrungsnetzmodelle, die für die Tests der Methode verwendet wurden, angepasst und basierend auf der Vorarbeit von Edmund Barter die Analysen der resultierenden Zeitreihen durchgeführt. Thilo Gross und Barbara Drossel haben dazu beigetragen den Artikel in den wissenschaftlichen Kontext einzuordnen. Der Inhalt des Artikels wurde zwischen allen beteiligten Autoren abgestimmt und diskutiert.

17. Einleitung


In komplexen dynamischen Systemen können Änderungen der Systemparameter zu abrupten Änderungen des Langzeitverhaltens führen, wenn kritische Systemparameter überschritten werden. Kritische Übergänge dieser Art treten nicht nur in ökologischen Systemen auf. Sie betreffen viele verschiedene Arten von Systemen in der Natur und in der menschlichen Gesellschaft. Einige Beispiele sind neben den verschiedenen ökologischen Systemen das Klima, Verkehrsnetze, Stromnetze und Kommunikationsnetze. All diese Systeme sind komplex, nichtlinear, verfügen über viele Variablen und sind daher der Gefahr ausgesetzt plötzliche qualitative und potentiell irreversible Zustandsänderungen zu erfahren [102]. Daher ist es wichtig Methoden zu entwickeln, mit denen kritische Übergänge vorhergesagt werden können. Dabei ist es nicht nur interessant zu wissen, ob ein kritischer Übergang bevorsteht, sondern auch an welchem Punkt dieser voraussichtlich stattfindet. In den vergangenen Jahrzehnten ist stetig das Interesse an Methoden gestiegen, die Frühwarnsignale für solche Übergänge liefern können [59, 103]. Insbesondere ist das Bewusstsein dafür gestiegen, dass solche Methoden für räumliche oder auf Netzwerken basierte und somit inhärent hoch dimensionale Systeme benötigt werden [52, 66, 114].

Einen Ansatz zu kritischen Übergängen stellt die lineare Stabilitätsanalyse dar. Wenn man über ein exaktes mathematisches Modell verfügt, kann man die Jacobi-Matrix berechnen. Die Eigenwerte der Jacobi-Matrix können dann als Frühwarnsignal für eine bevorstehende Bifurkation verwendet werden. Wenn sich das System in einem stabilen Fixpunkt befindet, sind die Realteile aller Eigenwerte der Jacobi-Matrix negativ. Nähert sich der Realteil des führenden Eigenwerts im zeitlichen Verlauf von unten der Null, so steht eine Bifurkation bevor. Der Nulldurchgang entspricht dann dem kritischen Punkt, an dem die Bifurkation stattfindet. Für viele reale Problemstellungen gibt es aber keine ausreichend genauen mathematische Modelle, mit denen bevorstehende Stabilitätsübergänge zufriedenstellend vorhergesagt werden können. Die Jacobi-Matrix ist in realen Systemen also nicht ohne weiteres zugänglich.

Eine Alternative stellen korrelationsbasierte Ansätze dar, die kein detailliertes Verständnis für das betrachtete System erfordern. Kritischen Übergängen geht im Allgemeinen eine kritische Verlangsamung des Systems voraus [57, 106]. Dieses Phänomen führt zu einem charakteristischen Anstieg der Korrelation von Zeitreihen vor einem Übergang. Eine wesentliche Einschränkung von korrelationsbasierten Verfahren ist, dass diese eine genaue zeitliche Auflösung erfordern. In vielen Bereichen, wie beispielsweise in der empirischen Ökologie, ist die Erfassung von Messdaten oft mit einem großen Aufwand verbunden. Oft liegen aber strukturelle Informationen über das betrachtete System vor.

In diesem Teil der Arbeit wird eine Methode vorgestellt, mit der die Jacobi-Matrix eines Systems aus stochastisch fluktuierenden Zeitreihen unter der Zuhilfenahme einiger struktureller Informationen rekonstruiert werden kann. In einem System, das Rauschen ausgesetzt ist, enthalten die Kreuzkorrelationen Informationen, die sehr ähnlich zu den Informationen der Jacobi-Matrix des zugrundeliegenden deterministischen Systems sind. Alleine reichen die Kreuzkorrelationen für eine Rekonstruktion der Jacobi-Matrix aber nicht aus. In Systemen, die durch Netzwerke beschrieben werden können, gibt die Netzwerkstruktur Einschränkungen für die direkte Interaktion der Variablen vor. Durch diese Einschränkungen verschwinden einige Einträge der Jacobi-Matrix. In einem ausreichend dünn verknüpften Netz liefern diese Nullen in der Jacobi-Matrix genug Informationen, um den Rest der Matrix aus den Korrelationen der Zeitreihen zu rekonstruieren. In einem Meta-Nahrungsnetz können beispielsweise Populationen verschiedener Spezies nur im selben Habitat miteinander direkt interagieren. Durch das Ausnutzen solcher strukturellen Einschränkungen ist es möglich die Menge der für die Rekonstruktion benötigten Daten zu reduzieren.

Wir wenden die vorgestellte Methode zur Rekonstruktion von Jacobi-Matrizen auf ein ökologisches Meta-Nahrungsnetzmodell an. Durch den Vergleich zwischen der Jacobi-Matrix, die aus stochastischen Zeitreihen



rekonstruiert wurde und der des zugrundeliegenden deterministischen Modells, zeigen wir, dass die rekonstruierte Matrix als Frühwarnsignal verwendet werden kann. Trotz des Ausnutzens der strukturellen Informationen ist die Menge der benötigten Daten noch immer zu hoch für eine Anwendung in der empirischen Ökologie. In der Diskussion werden einige Möglichkeiten angesprochen, wie die Menge der benötigten Daten reduziert werden kann.

18. Mathematischer Hintergrund

In einem dynamischen System, in dem sich eine Art von Langzeitverhalten eingestellt hat, kann die Antwort des Systems auf kleine Störungen durch eine Linearisierung des Systems, also durch die Jacobi-Matrix, beschrieben werden. Die einfachste Form von Langzeitverhalten, die sich einstellen kann, sind Fixpunkte, in denen das System verweilt. Der betrachtete Fixpunkt ist dann stabil, wenn alle Eigenwerte der Jacobi-Matrix am besagten Fixpunkt negative Realteile haben. Details zur linearen Stabilitätsanalyse können Kapitel 2 entnommen werden.

Durch eine kontinuierliche Änderung der Parameter des Systems ändern sich im Allgemeinen auch die Eigenwerte kontinuierlich. Wenn ein stabiles System durch eine solche Änderung der Parameter einen Nulldurchgang eines oder mehrerer Realteile der Eigenwerte der Jacobi-Matrix erfährt, dann tritt eine Bifurkation auf und das Verhalten des Systems erfährt eine qualitative Änderung. Bei einer Bifurkation kann sich die Stabilität und Anzahl der Fixpunkte verändern und stationäres Verhalten kann in Oszillationen übergehen.

Während nicht jede Bifurkation in einem dynamischen System ein kritischer Übergang ist, ist jede Bifurkation, die in der realen Welt stattfindet, ein Grund zur Sorge. In diesem Sinne ist unser Anliegen im Folgenden die Jacobi-Matrix eines dynamischen Systems aus den Daten einer Zeitreihe des Systems zu rekonstruieren. Aus dieser rekonstruierten Jacobi-Matrix können wir dann den führenden Eigenwert des Systems berechnen. Wenn der Realteil eines Eigenwerts sich Null nähert, so interpretieren wir das als Warnsignal für eine bevorstehende Bifurkation.

18.1. Herleitung der Jacobi-Matrix-Kovarianz-Beziehung

In diesem Kapitel wird die Herleitung der Beziehung zwischen der Jacobi-Matrix und der Kovarianz-Matrix zusammengefasst, die wir ausnutzen wollen, um die Jacobi-Matrix eines Systems in der Nähe eines Fixpunktes aus einer entsprechenden Zeitreihe zu rekonstruieren. Dabei folgen wir dem Artikel von Steuer *et al.* (2003) [108]. Die Reaktion eines Systems auf kleine Fluktuationen in der Nähe eines Fixpunktes kann genähert werden durch:

$$\frac{d}{dt}\mathbf{X} \approx \mathbf{J}\mathbf{X}, \quad (18.1)$$

mit $\mathbf{X} = \mathbf{S} - \mathbf{S}^*$ und der Jacobi-Matrix \mathbf{J} . Dabei ist \mathbf{S} der Zustand des Systems und \mathbf{S}^* der betrachtete Fixpunkt. Die Elemente der Jacobi-Matrix sind:

$$J_{ij} = \left. \frac{dX_i}{dX_j} \right|_{\mathbf{X}=\mathbf{S}^*}. \quad (18.2)$$

Die Ableitungen müssen am Fixpunkt \mathbf{S}^* ausgewertet werden. Die Zustandsgrößen S_i und somit auch X_i sind stochastischen Fluktuationen ausgesetzt. Dies kann mit einer Langevin-Gleichung modelliert werden:

$$\frac{dX_i}{dt} = \sum_j J_{ij}X_j + \sqrt{2D_i}\xi_i(t), \quad (18.3)$$

dabei ist $\xi_i(t)$ weißes gaußsches Rauschen, mit der Standardnormalverteilung und der mittleren Amplitude der Fluktuationen D_i .

Die entsprechende Fokker-Planck-Gleichung für die Wahrscheinlichkeitsdichtefunktion der Zustände $P(\mathbf{X})$ ist:

$$-\sum_{ij} J_{ij} \frac{\partial}{\partial X_i} X_j P + \sum_{ij} D_{ij} \frac{\partial^2 P}{\partial X_i \partial X_j} = 0. \quad (18.4)$$

Multipliziert man Gleichung (18.4) mit $X_k X_l$ und integriert diese dann, so erhält man (siehe van Kampen (2007) [120]):

$$\sum_j J_{kj} \langle X_l X_j \rangle + \sum_j J_{lj} \langle X_k X_j \rangle + 2D_{kl} = 0, \quad (18.5)$$

wobei $\langle X_i X_j \rangle$ die Kovarianz der Variablen X_i und X_j bezeichnet. Gleichung (18.5) kann in Matrix-Form geschrieben werden als:

$$\mathbf{J}\mathbf{\Gamma} + \mathbf{\Gamma}\mathbf{J}^T = -2\mathbf{D}, \quad (18.6)$$

wobei $\mathbf{\Gamma}$ die Kovarianz-Matrix mit den Einträgen $\Gamma_{ij} = \langle X_i X_j \rangle$ ist.

18.2. Rekonstruktion der Jacobi-Matrix

In diesem Abschnitt formulieren wir eine Methode, mit der die Jacobi-Matrix eines dynamischen Systems aus Zeitreihen unter Ausnutzung der zuvor hergeleiteten Relation rekonstruiert werden kann. Dabei bauen wir auf der Arbeit von Honerkamp [48], van Kampen [120] und Steuer *et al.* [108] auf.

Wir beginnen mit einer stochastischen Zeitreihe, die um den Fixpunkt \mathbf{X}^* des zugrundeliegenden deterministischen Systems fluktuiert. Wie zuvor in Abschnitt 18.1 und in vorherigen Arbeiten [48, 108, 120] gezeigt wurde, gibt es einen Zusammenhang zwischen der Jacobi-Matrix des Systems in der Nähe des Fixpunktes \mathbf{X}^* , der Kovarianzmatrix $\mathbf{\Gamma}$ der Zeitreihe und der Fluktuationsmatrix \mathbf{D} über die Gleichung

$$\mathbf{J}\mathbf{\Gamma} + \mathbf{\Gamma}\mathbf{J}^T = -2\mathbf{D}. \quad (18.7)$$

Im Folgenden zeigen wir, dass diese Beziehung genutzt werden kann, um die Jacobi-Matrix \mathbf{J} zu berechnen. Eine Jacobi-Matrix der Dimension N verfügt über N^2 unabhängige Einträge. Dagegen bezieht sich Gleichung (18.7) auf die zwei symmetrischen Matrizen $\mathbf{\Gamma}$ und \mathbf{D} und bietet daher nur $N(N+1)/2$ Bedingungen für die Elemente von \mathbf{J} . Daher ist das System in allen Anwendungen mit mehreren Variablen ($N > 1$) unterbestimmt, wodurch wir nicht in der Lage sind, die vollständige Jacobi-Matrix allein aus der Zeitreihe rekonstruieren zu können.

Es ist aber möglich, die vollständige Jacobi-Matrix zu rekonstruieren, wenn wir zusätzliche Informationen ausnutzen können. In vielen Anwendungen liegen strukturelle Informationen über das System vor. Insbesondere in großen räumlichen komplexen Systemen oder ausreichend dünn vernetzten Systemen können bestimmte Variablen nicht miteinander direkt interagieren. Daher müssen die entsprechenden Einträge der Jacobi-Matrix verschwinden. Dadurch erhält man einen Satz von strukturellen Bedingungen der Form $J_{ij} = 0$ für bestimmte Variablenpaare (i, j) . Wenn wir mindestens $N(N-1)/2$ dieser Variablenpaare identifizieren können, dann enthalten die Zeitreihen genug Informationen, um alle verbleibenden Einträge der Jacobi-Matrix zu rekonstruieren. In der Diskussion in Kapitel 21 legen wir dar, dass dies sehr oft möglich ist.

Wir lösen also Gleichung (18.7) mit einer Zeitreihe der N Variablen des Systems und einer Menge von $G \geq N(N-1)/2$ zusätzlichen strukturellen Bedingungen, um die von Null verschiedenen Einträge der Jacobi-Matrix zu schätzen. Um zu verstehen, wie diese Gleichung gelöst wird, betrachten wir zunächst ein zweidimensionales Beispiel:

$$\begin{pmatrix} J_{11} & J_{12} \\ J_{21} & J_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \Gamma_{11} & \Gamma_{12} \\ \Gamma_{12} & \Gamma_{22} \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \Gamma_{11} & \Gamma_{12} \\ \Gamma_{12} & \Gamma_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} J_{11} & J_{21} \\ J_{12} & J_{22} \end{pmatrix} = -2 \begin{pmatrix} D_{11} & D_{12} \\ D_{12} & D_{22} \end{pmatrix}. \quad (18.8)$$

Daraus folgen die unabhängigen Bedingungen:

$$2J_{11}\Gamma_{11} + 2J_{12}\Gamma_{12} = -2D_{11}, \quad (18.9)$$

$$J_{11}\Gamma_{12} + J_{12}\Gamma_{22} + J_{21}\Gamma_{11} + J_{22}\Gamma_{12} = -2D_{12}, \quad (18.10)$$

$$2J_{21}\Gamma_{12} + 2J_{22}\Gamma_{22} = -2D_{22}, \quad (18.11)$$

wobei sich die zweite Bedingung wegen der Symmetrie von Γ und D auf die beiden nicht-diagonalen Elemente bezieht. Da es sich dabei um ein lineares Gleichungssystem handelt, können wir das schreiben als:

$$\mathbf{B}\mathbf{j} = -2\mathbf{d}. \quad (18.12)$$

Dabei ist \mathbf{B} die Koeffizientenmatrix des Gleichungssystems, \mathbf{j} ein Spaltenvektor mit den Einträgen der Jacobi-Matrix, also $\mathbf{j} = (J_{11}, J_{21}, J_{12}, J_{22})^T$ und \mathbf{d} der entsprechende Vektor für die Fluktuationsmatrix D . Für das zweidimensionale Beispiel bedeutet das

$$\begin{pmatrix} 2\Gamma_{11} & 0 & 2\Gamma_{12} & 0 \\ \Gamma_{12} & \Gamma_{11} & \Gamma_{22} & \Gamma_{12} \\ \Gamma_{12} & \Gamma_{11} & \Gamma_{22} & \Gamma_{12} \\ 0 & 2\Gamma_{12} & 0 & 2\Gamma_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} J_{11} \\ J_{21} \\ J_{12} \\ J_{22} \end{pmatrix} = -2 \begin{pmatrix} D_{11} \\ D_{12} \\ D_{12} \\ D_{22} \end{pmatrix} \quad (18.13)$$

Um dieses Gleichungssystem nach \mathbf{j} zu lösen, müssten wir dieses von links mit der Inversen \mathbf{B}^{-1} multiplizieren. Die Matrix \mathbf{B} ist aber nicht invertierbar, da die beiden mittleren Zeilen identisch sind. Das ist eine Konsequenz fehlender Informationen. An dieser Stelle können wir die zusätzlichen strukturellen Informationen nutzen, um dieses Problem zu lösen. Für das System mit nur zwei Variablen wirkt das Einführen von strukturellen Einschränkungen vielleicht etwas witzlos, aber zur Veranschaulichung nehmen wir an, dass Variable 1 nicht von Variable 2 abhängt und somit $J_{12} = 0$ gilt. Wir können diese Bedingung in die Matrixschreibweise aufnehmen, indem wir eine weitere Zeile hinzufügen:

$$\begin{pmatrix} 2\Gamma_{11} & 0 & 2\Gamma_{12} & 0 \\ \Gamma_{12} & \Gamma_{11} & \Gamma_{22} & \Gamma_{12} \\ \Gamma_{12} & \Gamma_{11} & \Gamma_{22} & \Gamma_{12} \\ 0 & 2\Gamma_{12} & 0 & 2\Gamma_{22} \\ 0 & 0 & 1 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} J_{11} \\ J_{21} \\ J_{12} \\ J_{22} \end{pmatrix} = -2 \begin{pmatrix} D_{11} \\ D_{12} \\ D_{12} \\ D_{22} \\ 0 \end{pmatrix}. \quad (18.14)$$

Wenn das die einzige Zusatzbedingung ist, dann können wir die dritte Zeile des Systems streichen und dieses dann durch Invertierung der Matrix nach \mathbf{j} auflösen. In der Praxis gibt es aber typischerweise weitere Bedingungen und das System ist dadurch überbestimmt. In diesem Fall benutzen wir die Methode der kleinsten Quadrate um eine näherungsweise Lösung zu finden. Wie wir später sehen werden, eignet sich die Form von Gleichung (18.14) gut um eine Lösung mit der Methode der kleinsten Quadrate zu finden. Das ermöglicht uns also eine geschlossene Lösung für \mathbf{j} zu finden.

Als nächstes verallgemeinern wir das zweidimensionale Beispiel auf Systeme mit einer beliebigen Anzahl von Variablen. Dafür definieren wir den Vektorisierungsoperator [68]:

$$\text{vec}(\mathbf{X}) = (X_{11}, X_{21}, \dots, X_{m1}, X_{12}, \dots, X_{mn})^T, \quad (18.15)$$

dabei ist \mathbf{X} eine $m \times n$ -Matrix. Bei der Vektorisierung werden also die Spalten der Matrix in einem Vektor aufeinander gestapelt. Die Vektorisierung einer Matrix ist eine lineare Abbildung. Mit der Vektorisierung können wir Gleichung (18.12) schreiben als:

$$\mathbf{B} \text{vec}(\mathbf{J}) = -2 \text{vec}(\mathbf{D}). \quad (18.16)$$

Um eine allgemeine Form für \mathbf{B} zu finden, beginnen wir mit Gleichung (18.7) und vektorisieren beide Seiten:

$$\text{vec}(\mathbf{J}\Gamma + \Gamma\mathbf{J}^T) = \text{vec}(-2\mathbf{D}). \quad (18.17)$$

Da die Vektorisierung ein linearer Operator ist, können wir die Vektorisierung auf der linken Seite getrennt durchführen und den Faktor -2 auf der rechten Seite heraus ziehen:

$$\text{vec}(\mathbf{J}\Gamma) + \text{vec}(\Gamma\mathbf{J}^T) = -2 \text{vec}(\mathbf{D}). \quad (18.18)$$

Es ist bekannt [68], dass für die Matrizen $\mathbf{X}, \mathbf{Y}, \mathbf{Z}$ die folgende Identität gilt (siehe Anhang B.1):

$$\text{vec}(\mathbf{XYZ}) = (\mathbf{Z}^T \otimes \mathbf{X}) \text{vec}(\mathbf{Y}), \quad (18.19)$$

wobei \otimes das Kronecker-Produkt ist. Das Kronecker-Produkt ist gegeben durch:

$$\mathbf{X} \otimes \mathbf{Y} = \begin{pmatrix} X_{11}\mathbf{Y} & X_{12}\mathbf{Y} & \dots \\ X_{21}\mathbf{Y} & X_{22}\mathbf{Y} & \dots \\ \vdots & \vdots & \ddots \end{pmatrix}. \quad (18.20)$$

Wir ersetzen $\mathbf{Y} = \mathbf{J}$, $\mathbf{Z} = \mathbf{\Gamma}$ und $\mathbf{X} = \mathbf{I}$, wobei \mathbf{I} die Einheitsmatrix passender Größe ist. Das ergibt:

$$\text{vec}(\mathbf{J}\mathbf{\Gamma}) = \text{vec}(\mathbf{I}\mathbf{J}\mathbf{\Gamma}) = (\mathbf{\Gamma} \otimes \mathbf{I}) \text{vec}(\mathbf{J}), \quad (18.21)$$

wodurch der erste Summand aus Gleichung (18.18) in der gewünschten Form vorliegt. Wenn man das Gleiche für den zweiten Summanden versucht erhält man:

$$\text{vec}(\mathbf{\Gamma}\mathbf{J}^T) = \text{vec}(\mathbf{\Gamma}\mathbf{J}^T\mathbf{I}) = (\mathbf{I} \otimes \mathbf{\Gamma}) \text{vec}(\mathbf{J}^T), \quad (18.22)$$

was nicht ganz der gewünschten Form entspricht, da die Vektorisierung der Transponierten \mathbf{J}^T auftaucht und nicht die Vektorisierung von \mathbf{J} selbst. Die Vektorisierung einer Matrix und ihrer Transponierten sind nicht gleich, verfügen aber über eine enge Beziehung. Betrachtet man dies für unser zweidimensionales Beispiel, dann hängen die beiden Vektorisierungen zusammen über:

$$\text{vec}(\mathbf{J}^T) = \begin{pmatrix} J_{11} \\ J_{12} \\ J_{21} \\ J_{22} \end{pmatrix} = \mathbf{C} \begin{pmatrix} J_{11} \\ J_{21} \\ J_{12} \\ J_{22} \end{pmatrix} = \mathbf{C} \text{vec}(\mathbf{J}), \quad (18.23)$$

wobei

$$\mathbf{C} = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \quad (18.24)$$

eine Permutationsmatrix ist. Im allgemeinen Fall können wir schreiben:

$$\text{vec}(\mathbf{J}^T) = \mathbf{C} \text{vec}(\mathbf{J}) \quad (18.25)$$

wobei \mathbf{C} eine Permutationsmatrix der Größe $N^2 \times N^2$ ist. Man kann diese Matrix aus Blöcken der Größe $N \times N$ konstruieren:

$$\mathbf{C} = \begin{pmatrix} \mathbf{C}_{11} & \mathbf{C}_{12} & \dots \\ \mathbf{C}_{21} & \mathbf{C}_{22} & \dots \\ \vdots & \vdots & \ddots \end{pmatrix}. \quad (18.26)$$

Die Matrix \mathbf{C}_{nm} ist eine $N \times N$ -Matrix, die definiert ist als:

$$(\mathbf{C}_{nm})_{ij} = \delta_{im} \delta_{nj}, \quad (18.27)$$

wobei δ das Kronecker-Delta bezeichnet.

Mit dieser Kommutationsmatrix kann man Gleichung (18.22) schreiben als:

$$\text{vec}(\mathbf{\Gamma}\mathbf{J}^T) = (\mathbf{I} \otimes \mathbf{\Gamma}) \text{vec}(\mathbf{J}^T) = (\mathbf{I} \otimes \mathbf{\Gamma}) \mathbf{C} \text{vec}(\mathbf{J}). \quad (18.28)$$

Setzt man die Beziehung zusammen mit Gleichung (18.21) in Gleichung (18.18) ein, so erhält man die gesuchte Form:

$$\underbrace{((\mathbf{\Gamma} \otimes \mathbf{I}) + (\mathbf{I} \otimes \mathbf{\Gamma}) \mathbf{C})}_{\mathbf{B}} \underbrace{\text{vec}(\mathbf{J})}_j = -2 \underbrace{\text{vec}(\mathbf{D})}_d. \quad (18.29)$$

Jetzt wissen wir, wie die Matrix \mathbf{B} zu konstruieren ist. Daher können wir das Gleichungssystem in der gewünschten Form schreiben:

$$\mathbf{B}\mathbf{j} = -2\mathbf{d}. \quad (18.30)$$

Dieses System ist aber noch immer unterbestimmt. Wir können das Wissen, das wegen der strukturellen Bedingungen einige Elemente von \mathbf{j} Null sein müssen, in einer Matrix \mathbf{U} unterbringen. Dafür sammeln wir die entsprechenden Elemente von \mathbf{j} in einer geordneten Liste \mathcal{U} und definieren \mathbf{U} als $|\mathcal{U}| \times N$ -Matrix über

$$U_{nm} = \begin{cases} 1 & \text{wenn } j_m \text{ der } n\text{-te Eintrag von } \mathcal{U} \text{ ist} \\ 0 & \text{sonst.} \end{cases} \quad (18.31)$$

Jede Zeile dieser Matrix repräsentiert eine der strukturellen Bedingungen, die wir anwenden wollen. Ist zum Beispiel in der vierten Zeile der einzige von Null verschiedene Eintrag in der achten Spalte, dann ist die Bedingung gegeben, dass das 8-te Element von \mathbf{j} Null sein muss.

In Analogie zu unserem kleinen Beispiel können wir nun die zusätzlichen strukturellen Bedingungen in das System einbringen, indem wir diese unterhalb der Matrix \mathbf{B} platzieren, so dass wir entsprechend Gleichung (18.30) folgende Gleichung erhalten:

$$\begin{pmatrix} \mathbf{B} \\ \mathbf{U} \end{pmatrix} \mathbf{j} = -2 \begin{pmatrix} \mathbf{d} \\ \mathbf{0} \end{pmatrix}, \quad (18.32)$$

wobei $\mathbf{0}$ ein Spaltenvektor ist, der $|\mathcal{U}|$ Nullen enthält. Die auftretenden Klammern sollen dabei als blockweise Notation für Matrizen und Vektoren verstanden werden, wobei Zeilen in Analogie zu Gleichung (18.14) aufeinander gestapelt werden.

Um die Notation zu vereinfachen, führen wir die folgenden Definitionen ein

$$\hat{\mathbf{B}} = \begin{pmatrix} \mathbf{B} \\ \mathbf{U} \end{pmatrix}, \quad \hat{\mathbf{d}} = \begin{pmatrix} \mathbf{d} \\ \mathbf{0} \end{pmatrix}, \quad (18.33)$$

die es uns erlauben das gesamte Gleichungssystem zu schreiben als:

$$\hat{\mathbf{B}}\mathbf{j} = \hat{\mathbf{d}}. \quad (18.34)$$

In der Praxis wird dieses Gleichungssystem überbestimmt sein, sodass keine exakte Lösung existiert. Es ist aber gängige Praxis eine näherungsweise Lösung zu finden, welche die Quadrate der Abweichungen in jeder Zeile minimiert. Die bekannte Lösung für dieses Problem ist:

$$\mathbf{j} = (\hat{\mathbf{B}}^T \hat{\mathbf{B}})^{-1} \hat{\mathbf{B}}^T \hat{\mathbf{d}}, \quad (18.35)$$

dabei ist $(\hat{\mathbf{B}}^T \hat{\mathbf{B}})^{-1} \hat{\mathbf{B}}^T$ die Pseudoinverse von $\hat{\mathbf{B}}$ [110, 116] (siehe Anhang B.2).

Die Gleichung bietet eine geschlossene Lösung, mit der die Elemente der Jacobi-Matrix aus der Kovarianzmatrix einer Zeitreihe, einer bekannten oder geschätzten Fluktuationsmatrix und einem Satz von strukturellen Zusatzbedingungen berechnet werden können.

Typischerweise wird die Methode der geringsten Quadrate die Elemente der Jacobi-Matrix, die von den strukturellen Einschränkungen betroffen sind, nicht exakt auf 0 setzen. Man kann daher diese Bedingung dadurch erzwingen, dass man nach der Berechnung von Gleichung (18.35) die entsprechenden Einträge der Jacobi-Matrix explizit auf 0 setzt. In den numerischen Tests, die wir weiter unten durchgeführt haben, wurde dadurch die Genauigkeit der geschätzten Eigenwerte deutlich verbessert.

Zusammengefasst kann die Jacobi-Matrix \mathbf{J} eines N -dimensionalen Systems in der Nähe des Fixpunktes auf folgende Weise rekonstruiert werden:

1. Berechne die Kovarianzmatrix aus den Daten der Zeitreihe, $\Gamma_{ij} = \langle X_i X_j \rangle$.
2. Konstruiere die diagonale Fluktuationsmatrix \mathbf{D} und berechne $\mathbf{d} = \text{vec}(\mathbf{D})$. In manchen System können die Fluktuationen direkt gemessen werden, ansonsten kann eine vernünftige Näherung durch Annahmen über den dem Rauschen zugrundeliegenden Prozess abgeleitet werden [120].

3. Konstruiere die Permutationsmatrix \mathbf{C} entsprechend der Gleichungen (18.24) und (18.25).

4. Berechne die Matrix

$$\mathbf{B} = (\mathbf{\Gamma} \otimes \mathbf{I} + (\mathbf{I} \otimes \mathbf{\Gamma}) \mathbf{C}) , \quad (18.36)$$

wobei \mathbf{I} die $N \times N$ -Einheitsmatrix ist.

5. Definiere $\mathbf{j} = \text{vec}(\mathbf{J})$ und identifiziere mindestens $N(N-1)/2$ Elemente von \mathbf{j} , die durch strukturelle Einschränkungen 0 sein müssen. Verwende diese, um die Matrix \mathbf{U} zu konstruieren (siehe Gleichung (18.31)). Die Dimension der Spalten von \mathbf{U} ist die Dimension von \mathbf{j} . Die Dimension der Zeilen von \mathbf{U} ist identisch mit der Anzahl der strukturellen Bedingungen. Die Matrix hat genau einen von 0 verschiedenen Eintrag in jeder Zeile, so dass $U_{nm} = 1$ ist, wenn die n -te strukturelle Bedingung sagt, dass $j_m = 0$ ist.

6. Konstruiere

$$\hat{\mathbf{B}} = \begin{pmatrix} \mathbf{B} \\ \mathbf{U} \end{pmatrix}, \quad \hat{\mathbf{d}} = \begin{pmatrix} \mathbf{d} \\ \mathbf{0} \end{pmatrix}. \quad (18.37)$$

7. Berechne

$$\mathbf{j} = (\hat{\mathbf{B}}^T \hat{\mathbf{B}})^{-1} \hat{\mathbf{B}}^T \hat{\mathbf{d}} \quad (18.38)$$

und bestimme \mathbf{J} aus der Vektorisierung \mathbf{j} .

8. Setze die Einträge von \mathbf{J} , die von den strukturellen Einschränkungen betroffen sind, explizit auf 0.

19. Anwendung auf ein Meta-Nahrungsnetzmodell

Im Folgenden wollen wir untersuchen, ob die rekonstruierte Jacobi-Matrix ausreichend genau ist, um vor bevorstehenden kritischen Übergängen zu warnen. Dafür verwenden wir Testsysteme mit realistischer Komplexität, für die wir die analytische Jacobi-Matrix kennen und erzeugen mit diesen verrauschte Zeitreihen.

Wir verwenden dafür das Meta-Nahrungsnetzmodell, dass wir bereits aus den vorherigen Teilen dieser Arbeit kennen [15, 16]. Das Modell besteht aus einem räumlichen Netzwerk mit N Habitaten, die über Dispersions-Vorgänge verbunden sind. In jedem Habitat befindet sich ein lokales Nahrungsnetz mit S Spezies, die über Räuber-Beute-Beziehungen interagieren.

Das System enthält einige komplizierte Faktoren, die auch in realen Systemen auftreten. Die Funktionen, die verwendet werden, um die biologischen Vorgänge zu modellieren, sind hochgradig nichtlinear. Sie enthalten verschiedene Sättigungseffekte und realistische Antworten auf die Verfügbarkeit verschiedener Nahrungsquellen, wie zum Beispiel das Wechseln der Räuber zwischen verschiedenen Beuten. Die Dynamik der verschiedenen Spezies findet entsprechend biologischer Skalenbeziehungen auf verschiedenen Zeitskalen statt, welche die Position der verschiedenen Spezies im Nahrungsnetz mit deren Biomassenumsatz in Beziehung setzen [18]. Ähnliche Skalenbeziehungen bestimmen die Ausbreitung der verschiedenen Spezies im Nahrungsnetz [15].

Wir bezeichnen mit X_i^k die Biomassendichte von Spezies i in Habitat k . Die Populationsdynamik ist durch die folgenden Gleichungen gegeben:

$$\dot{X}_i^k = \mathcal{L}_i^k(X_1^k, \dots, X_S^k) + \mathcal{D}_i^k(X_1^1, \dots, X_i^N), \quad (19.1)$$

wobei \mathcal{L}_i^k die lokale Dynamik von Spezies i in Habitat k beschreibt und \mathcal{D}_i^k die Dispersions-Vorgänge von Spezies i zwischen Habitat k und den entsprechenden Nachbarhabitaten. Dabei verwenden wir verschiedene Modelle für die Lokaldynamik in Kombination mit diffusiver Dispersion, die gegeben ist durch:

$$\mathcal{D}_i^k(X_1^1, \dots, X_i^N) = -d_i \sum_l L^{kl} X_i^l, \quad (19.2)$$

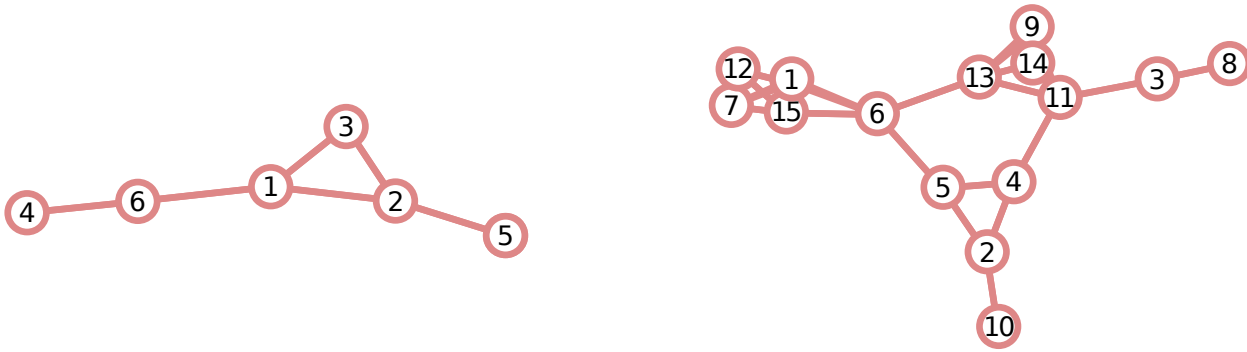
mit der Laplace-Matrix des räumlichen Netzes L und $i = 1, \dots, S$ und $k, l = 1, \dots, N$.

Durch diese Art der diffusiven Kopplung gibt es immer eine Lösung, für die alle Habitate im räumlichen Netz über die gleichen Populationsdichten verfügen:

$$X_i^{k*} = X_i^*. \quad (19.3)$$

Diesen Fixpunkt bezeichnen wir als homogenen Fixpunkt des Systems. In den folgenden Tests der Methode zur Rekonstruktion der Jacobi-Matrix werden wir uns ausgehend von diesem homogenen Fixpunkt auf Bifurkationen zubewegen, durch die der homogene Fixpunkt seine Stabilität verliert.

Wir verwenden zwei verschiedene räumliche Netze (siehe Abbildung 19.1). Das kleinere besteht aus sechs Habitaten, die auf eine Weise verbunden sind, dass sie das kleinste komplett asymmetrische Netzwerk bilden (siehe Abbildung 19.1 (a)). Das größere Netzwerk enthält 15 Habitate und wurde als zufälliger geometrischer Graph erzeugt (siehe Abbildung 19.1 (b)). Das Netz hat einen relativ großen Durchmesser, weist ein hohe Clusterbildung auf und enthält einige Symmetrien, die für diese Art räumlicher Netze typisch sind [84]. Als



(a)

(b)

Abbildung 19.1.: Als räumliche Netze wurden (a) der kleinste komplett asymmetrische Graph, der über sechs Habitate verfügt und (b) ein größeres Netz mit 15 Knoten, das als zufälliger geometrischer Graph erzeugt wurde, verwendet.

Nahrungsnetze werden ein Räuber-Beute System mit zwei Spezies und ein System mit vier Spezies, dessen Struktur in Abbildung 19.3 gezeigt wird, verwendet.

Im Rahmen der linearen Stabilitätsanalyse benötigen wir die Eigenwerte der Jacobi-Matrix. Dadurch, dass wir einen homogenen Fixpunkt des Systems betrachten, können wir den Ansatz der Master-Stability-Funktionen verwenden, um das Eigenwertproblem für die Jacobi-Matrix in einen räumlichen und einen durch die lokale Dynamik bestimmten Teil zu zerlegen. Wie wir in Teil III dieser Arbeit gezeigt haben, kann die Jacobi-Matrix für einen homogenen Fixpunkt des Systems in der folgenden Form geschrieben werden:

$$\mathbf{J} = \mathbf{I} \otimes \mathbf{J}_{\mathcal{L}} - \mathbf{L} \otimes \mathbf{J}_{\mathcal{D}}, \quad (19.4)$$

dabei ist \mathbf{I} die $N \times N$ -Jacobi-Matrix, $\mathbf{J}_{\mathcal{L}}$ die Jacobi-Matrix eines isolierten Habitats, \mathbf{L} die Laplace-Matrix des räumlichen Graphen und $\mathbf{J}_{\mathcal{D}}$ die diagonale Kopplungsmatrix:

$$\mathbf{J}_{\mathcal{D}} = \begin{pmatrix} d_1 & & \\ & d_2 & \\ & & \ddots \end{pmatrix}. \quad (19.5)$$

Die Eigenwerte der Jacobi-Matrix können dann wie in Teil III gezeigt mit den folgenden Eigenwertproblemen berechnet werden:

$$\mathbf{L}\mathbf{v} = \kappa\mathbf{v}, \quad (\mathbf{J}_{\mathcal{L}} - \kappa\mathbf{J}_{\mathcal{D}})\mathbf{w} = \lambda_{\kappa}\mathbf{w}. \quad (19.6)$$

Wir haben mit Hilfe der generalisierten Methode [38, 39, 94] und des Ansatzes der Master-Stability-Funktionen [15] die Jacobi-Matrizen für die beiden Beispielnahrungsnetze für beliebige räumliche Topologien berechnet. Dann haben wir spezifische Modelle mit den entsprechenden Bifurkationen konstruiert. Um Zeitreihen mit stochastischen Fluktuationen zu erhalten, haben wir das Euler-Maruyama-Verfahren verwendet [42].

19.1. Explizite Realisierung eines generalisierten Modells

Ziel dieses Abschnitts ist es, eine explizite Realisierung des generalisierten Modells für die Lokaldynamik zu finden, die verwendet werden kann, um die Zeitreihen zu generieren, die für die Tests der Methode zur Rekonstruktion der Jacobi-Matrix benötigt werden.

Die generalisierte Methode bietet einen Ansatz, eine lineare Stabilitätsanalyse für dynamische Systeme durchzuführen, deren Funktionen nicht genau spezifiziert sind. Die Gleichungen werden dabei auf einen Fixpunkt normiert. Das bedeutet, dass alle Gewinn- und Verlustterme auf 1 normiert werden. Dadurch gibt es in dem normierten System den Fixpunkt $x_i^* = 1$. Wir verwenden die normierten Ausdrücke für Lokaldynamik:

$$\mathcal{L}_i^k(x_1^k, \dots, x_S^k) = \alpha_i \left[\tilde{\delta}_i g_i^k(x_i^k) + \delta_i f_i^k(t_i^k, x_i^k) - \tilde{\sigma}_i m_i^k(x_i^k) - \sigma_i \sum_j \beta_{ji} l_{ji}^k(x_i^k, x_j^k, t_j^k) \right], \quad (19.7)$$

$$\text{mit } t_i^k(x_1^k, \dots, x_S^k) = \sum_j \chi_{ij} x_j^k \quad \text{und} \quad l_{ji}^k = \frac{\chi_{ji} x_i^k}{t_j^k} f_j^k(t_j^k, x_j^k), \quad (19.8)$$

dabei ist g die Rate des Wachstums durch Primärproduktion, m die Rate der speziesinternen Verluste, f ist die Rate des Wachstums durch Jagd, l die Rate des Verlusts durch Jagd, t die Biomasse, die einem Räuber insgesamt zur Jagd zur Verfügung steht. Die Parameter des Modells sind der Biomassenumsatz α_i und die Skalenparameter $\delta_i = 1 - \tilde{\delta}_i$, $\sigma_i = 1 - \tilde{\sigma}_i$, χ_{ij} und β_{ij} . Die Indizes bezeichnen die betroffenen Populationen. Wenn zwei Populationen betroffen sind, fließt die Biomasse von der zweiten zur ersten Population. Die Bedeutung aller Parameter des generalisierten Modells sind in Tabelle 10.1 aufgelistet. Der relative Beitrag der Fresslinks zum Biomassenverlust beziehungsweise zum Biomassenwachstum werden aus der Linkstärke A_{ij} gewonnen:

$$\beta_{ij} = \frac{A_{ij}}{\sum_n A_{nj}}, \quad \chi_{ij} = \frac{A_{ij}}{\sum_n A_{in}}, \quad (19.9)$$

wobei A_{ij} die gewichtete Adjazenzmatrix des lokalen Nahrungsnetzes ist.

Neben den Skalenparametern, welche die relativen Beiträge am Wachstum und Verlust durch die verschiedenen Wachstums- und Verlustfunktionen festlegen, benötigen wir noch die Exponentenparameter, die die Abhängigkeiten der Funktionen von den verschiedenen Populationen beschreiben. Die Exponentenparameter sind:

$$\phi_i^k = \left. \frac{\partial g_i^k(x_i^k)}{\partial x_i^k} \right|_{x=x^*}, \quad \mu_i^k = \left. \frac{\partial m_i^k(x_i^k)}{\partial x_i^k} \right|_{x=x^*}, \quad (19.10)$$

$$\gamma_i^k = \left. \frac{\partial f_i^k(t_i^k, x_i^k)}{\partial t_i^k} \right|_{x=x^*}, \quad \psi_i^k = \left. \frac{\partial f_i^k(t_i^k, x_i^k)}{\partial x_i^k} \right|_{x=x^*}. \quad (19.11)$$

Auch die Interpretationen der Exponentenparameter sind in Tabelle 10.1 gegeben. Die Jacobi-Matrix $\mathbf{J}_{\mathcal{L}}$ wird in Teil III Kapitel 10.1 für ein entsprechendes System hergeleitet und kann den Gleichungen (10.52) und (10.53) entnommen werden.

An dieser Stelle sind die Funktionen g , f , m und l immer noch nicht explizit festgelegt. Um Zeitreihen zu generieren, benötigt man aber explizite Gleichungen. Diese sollen aus dem generalisierten Modell abgeleitet werden. Wie zuvor erwähnt, werden die Gleichungen im Rahmen der generalisierten Methode auf einen Fixpunkt normiert. Wir designen die expliziten Gleichungen also derart, dass es den Fixpunkt $x_i^* = 1$ im System gibt und dass die Summen der Verlustterme und die Summe der Wachstumsterme am Gleichgewicht den Biomassenumsatz α_i ergeben:

$$\tilde{\delta}_i g_i^k(1) + \delta_i f_i^k(t_i^k, 1) = 1 = \tilde{\sigma}_i m_i^k(1) + \sigma_i \sum_j \beta_{ji} l_{ji}^k(1, 1, t_j^k) \quad (19.12)$$

Die Funktionen sind auf den Fixpunkt $x_i^{k*} = 1$ mit $t_i^{k*} = 1$ normiert und somit erhalten wir $g_i^k(1) = 1$, $f_i^k(1, 1) = 1$, $m_i^k(1) = 1$ und $l_{ji}^k(1, 1, 1) = 1$. Wir wählen für die expliziten Gleichungen einen Satz von Funktionen, der diese Bedingungen erfüllt und von den Exponentenparametern ϕ_i , μ_i , γ_i und λ_{ij} abhängt:

$$g_i^k(x_i^k) = (x_i^k)^{\phi_i}, \quad (19.13)$$

$$m_i^k(x_i^k) = (x_i^k)^{\mu_i}, \quad (19.14)$$

$$K_i = \frac{\gamma_i}{1 - \gamma_i}, \quad (19.15)$$

$$t_i^k(x_1^k, \dots, x_S^k) = \sum_j \lambda_{ij} x_j^k, \quad (19.16)$$

$$f_i^k(t_i^k, x_i^k) = t_i^k (x_i^k)^{\psi_i} \frac{1 + K_i}{t_i^k + K_i}, \quad (19.17)$$

$$l_{ji}^k(x_i^k, x_j^k, t_j^k) = x_i^k (x_j^k)^{\psi_i} \frac{1 + K_j}{t_j^k + K_j}. \quad (19.18)$$

19.2. Explizite Modelle

In diesem Abschnitt werden die verwendeten expliziten deterministischen Modelle mit allen relevanten Parametern zusammengefasst.

19.2.1. Räuber-Beute-System auf sechs Habitaten

Es wurde ein Räuber-Beute-System mit $S = 2$ Spezies auf $N = 6$ Habitaten für die expliziten Simulationen verwendet. Das Modell basiert auf dem generalisierten Modell, das in Baurmann *et al.* (2007) [13] im kontinuierlichen Raum untersucht wurde. Die Struktur des räumlichen Netzes ist in Abbildung 19.1 (a) dargestellt. Die erste Spezies ist ein Primärproduzent und die Beute der zweiten Spezies, die somit den Räuber darstellt. Die Lokaldynamik ist gegeben durch:

$$\mathcal{L}_1^k(x_1^k, x_2^k) = \alpha_1 \left[(x_1^k)^{\phi_1} - \tilde{\sigma}_1 (x_1^k)^{\mu_1} - \sigma_1 x_1^k (x_2^k)^{\psi_2} \frac{1 + K_2}{x_1^k + K_2} \right], \quad (19.19)$$

$$\mathcal{L}_2^k(x_1^k, x_2^k) = \alpha_2 \left[x_1^k (x_2^k)^{\psi_2} \frac{1 + K_2}{x_1^k + K_2} - (x_2^k)^{\mu_2} \right], \quad (19.20)$$

$$\text{mit } K_i = \frac{\gamma_i}{1 - \gamma_i}. \quad (19.21)$$

Die verwendeten Parameter sind in den Tabellen 19.1 und 19.2 aufgelistet. Wie zuvor definiert, wird die diffusive Dispersion zwischen den Habitaten durch die Diffusionskonstanten d_1 und d_2 bestimmt.

Die Jacobi-Matrix für die lokale Dynamik ist:

$$\mathbf{J}_{\mathcal{L}} = \begin{pmatrix} \alpha_1 & 0 \\ 0 & \alpha_2 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} \phi - \tilde{\sigma}_1 \mu_1 - \sigma \gamma_2 & -\sigma_1 \psi_2 \\ \delta_2 \gamma_2 & \delta_2 \psi_2 - \tilde{\sigma}_2 \mu_2 \end{pmatrix} \quad (19.22)$$

$$= \begin{pmatrix} 10\phi - 2 - 9\gamma & -9 \\ 3\gamma & -3 \end{pmatrix}. \quad (19.23)$$

Die Kopplungsmatrix ist:

$$\mathbf{J}_{\mathcal{D}} = \begin{pmatrix} d_1 & 0 \\ 0 & d_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 3 & 0 \\ 0 & 10 \end{pmatrix}. \quad (19.24)$$

Wir verwenden die Parameter γ und ϕ als Bifurkationsparameter. Der Parameter γ ist die Sensitivität der funktionalen Antwort der Jagd auf die verfügbare Beutebiomasse. Der Parameter ϕ ist die Sensitivität der Primärproduktion auf die Population der basalen Spezies. Da dieses System auf einem Modell der generalisierten Methode basiert, sind die Gleichungen auf den homogenen Fixpunkt $x_i^* = 1$ normiert. Im System treten transkritische Bifurkationen, Turing-Bifurkationen und Hopf-Bifurkationen auf, durch die dieser Fixpunkt seine Stabilität verliert. Die Bifurkationen sind in Abbildung 19.2 im Parameterraum eingezeichnet.

Die Bifurkationen treten auf, wenn der Realteil des führenden Eigenwerts das Vorzeichen wechselt. Eine transkritische Bifurkation tritt auf, wenn der größte Eigenwert der lokalen Jacobi-Matrix $\mathbf{J}_{\mathcal{L}}$ Null wird. Hopf-Bifurkationen treten auf, wenn ein Paar komplex konjugierter Eigenwerte die imaginäre Achse der komplexen Ebene überschreitet und somit die Realteile ihr Vorzeichen wechseln. Für transkritische und Hopf-Bifurkationen reicht es die lokale Jacobi-Matrix $\mathbf{J}_{\mathcal{L}}$ zu betrachten, da diese Bifurkationen räumlich homogen auftreten. Für die räumlich inhomogenen Turing-Bifurkationen müssen wir die Eigenwerte der vollständigen

Jacobi-Matrix beziehungsweise von $\mathbf{J}_{\mathcal{L}} + \kappa \mathbf{J}_{\mathcal{G}}$ betrachten, wobei man den Eigenwert κ der räumlichen Laplace-Matrix wählen muss, der zum Eigenwert mit dem größten Realteil führt. Für $\kappa = 0$ erhält man wieder die homogenen Bifurkationen.

19.2.2. Größeres System

Wir haben zudem Tests mit einem größerem System durchgeführt, das über $S = 4$ Spezies auf $N = 15$ Habitaten verfügt und dessen Gleichungen auf die gleiche Weise wie zuvor aus dem generalisierten Modell gewonnen wurden. Das Motiv des lokalen Nahrungsnetzes ist in Abbildung 19.3 dargestellt und das verwendete räumliche Netz in Abbildung 19.1 (b). Die lokale Dynamik in diesem System ist gegeben durch:

$$\mathcal{L}_1^k(x_1^k, \dots, x_S^k) = \alpha_1 \left[(\chi_{12}x_2^k + \chi_{14}x_4^k)(x_1^k)^{\psi_1} \frac{1 + K_1}{\chi_{12}x_2^k + \chi_{14}x_4^k + K_1} - (x_1^k)^{\mu_1} \right], \quad (19.25)$$

$$\mathcal{L}_2^k(x_1^k, \dots, x_S^k) = \alpha_2 \left[x_4^k (x_2^k)^{\psi_2} \frac{1 + K_2}{x_4^k + K_2} - \tilde{\sigma}_2 (x_2^k)^{\mu_2} - \sigma_2 x_2^k (x_3^k)^{\psi_3} \frac{1 + K_3}{t_3^k + K_3} \right], \quad (19.26)$$

$$\mathcal{L}_3^k(x_1^k, \dots, x_S^k) = \alpha_3 \left[x_2^k (x_3^k)^{\psi_3} \frac{1 + K_3}{x_2^k + K_3} - (x_3^k)^{\mu_3} \right], \quad (19.27)$$

$$\mathcal{L}_4^k(x_1^k, \dots, x_S^k) = \alpha_4 \left[(x_4^k)^{\phi_4} - \tilde{\sigma}_4 (x_4^k)^{\mu_4} - \sigma_4 \left(\beta_{14} x_4^k (x_1^k)^{\psi_1} \frac{1 + K_1}{x_4^k + K_1} + \beta_{24} x_4^k (x_2^k)^{\psi_2} \frac{1 + K_2}{x_4^k + K_2} \right) \right], \quad (19.28)$$

$$\text{mit } K_i = \frac{\gamma_i}{1 - \gamma_i}. \quad (19.29)$$

In Tabelle 19.3 sind alle Parameter aufgelistet, die in den Simulationen gesetzt wurden. In diesem System wurden $\phi = \phi_4$ und $\gamma = \gamma_1 = \gamma_2 = \gamma_3$ als Bifurkationsparameter verwendet. In beiden Parametern tritt eine Hopf-Bifurkation auf. Mit dem gegebenen Parametersatz sind die kritischen Parameter $\phi_c \approx 0.94$ und $\gamma_c \approx 0.9377$. Das System hat ein stabiles Gleichgewicht für $\phi < \phi_c$ beziehungsweise für $\gamma > \gamma_c$ und erreicht einen stabilen Grenzzyklus für $\phi > \phi_c$ beziehungsweise $\gamma < \gamma_c$.

19.2.3. Modifiziertes Rosenzweig-MacArthur-Modell

Zusätzlich zu den Systemen, die auf generalisierten Modellen basieren, haben wir die Methode zur Rekonstruktion von Jacobi-Matrizen mit einem expliziten Modell getestet, das nicht mit der generalisierten Methode gewonnen wurde. Dafür wurde das Rosenzweig-MacArthur-Modell [101] um einen quadratischen Verlustterm für den Räuber erweitert:

$$\mathcal{L}_1^k(X_1^k, X_2^k) = rX_1^k \left(1 - \frac{X_1^k}{K} \right) - \frac{aX_1^k X_2^k}{1 + ahX_1^k}, \quad (19.30)$$

$$\mathcal{L}_2^k(X_1^k, X_2^k) = \lambda \frac{aX_1^k X_2^k}{1 + ahX_1^k} - cX_2^k - (wX_2^k)^2. \quad (19.31)$$

Wir haben dieses System mit $S = 2$ Spezies auf dem gleichen räumlichen Netzwerk mit $N = 6$ Habitaten wie zuvor simuliert (Abbildung 19.1 (a)). In diesem System haben wir eine Sattel-Knoten-Bifurkationen betrachtet, wobei wir die Tragfähigkeit des Habitats K als Bifurkationsparameter verwendet haben. Außerdem haben wir eine Hopf-Bifurkation mit dem Bifurkationsparameter a betrachtet. Dieses System ist nicht auf den Fixpunkt normiert.

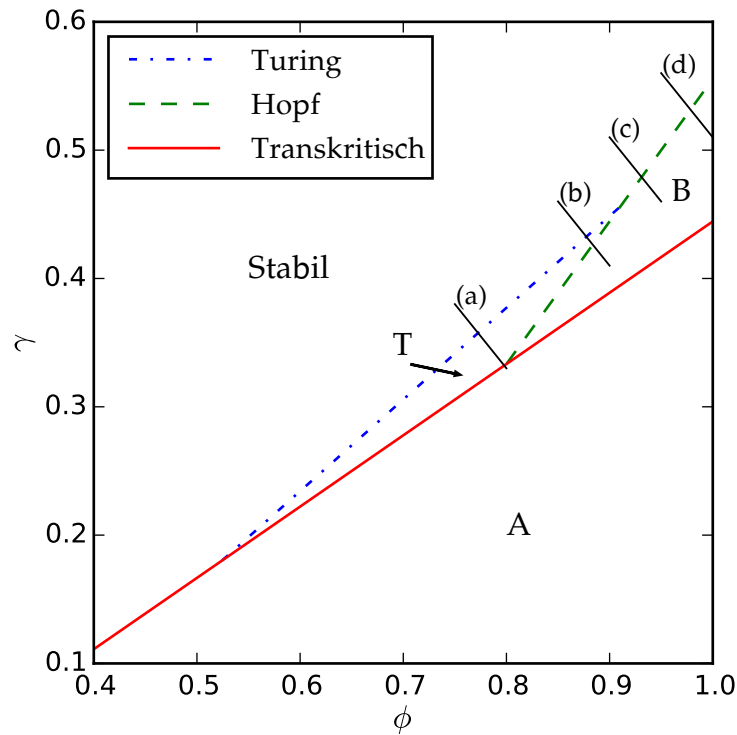


Abbildung 19.2.: Bifurkationen im Parameterraum für das Räuber-Beute-System mit dem räumlichen Netzwerk mit sechs Habitaten. Als Bifurkationsparameter dienen die Sensitivität der Primärproduktion von Biomasse auf die Biomassendichte der Basalspezies ϕ und die Sensitivität der Jagd auf die verfügbare Biomassendichte der Beute γ . Der betrachtete homogene Fixpunkt ist im linken oberen Bereich stabil. Die Stabilität geht verloren, wenn eine der drei Bifurkation (transkritische, Hopf- oder Turing-Bifurkation) durchlaufen wird. In Region A nähert sich das System nach dem Verlust der Stabilität einem anderem homogenen Fixpunkt an. Im Turing-Raum T geht das System in einen Zustand mit stationären räumlich inhomogenen Mustern über. In Region B stellen sich räumlich homogene oder auch inhomogene Oszillationen ein. Die Bifurkationen wurden mit Hilfe des Ansatzes der Master-Stabilitäts-Funktionen berechnet. Das Diagramm entspricht Abbildung 1 aus Bauermann *et al.* (2007) [13], wo ein entsprechendes Räuber-Beute-System im kontinuierlichem Raum untersucht wird. Die Linien (a–d) deuten die Trajektorien durch den Parameterraum an, die in den Simulationen für Abbildung 20.1 verwendet wurden.

Mit dem verwendeten Parametersatz tritt eine Sattel-Knoten-Bifurkation bei $K_c \approx 15$ auf. Das System erreicht einen stabilen Fixpunkt für $K > K_c$. Für $K < K_c$ oszilliert das System. Außerdem gibt es eine Hopf-Bifurkation für $a_c \approx 2.31$, wobei das System für $a < a_c$ einen stabilen Fixpunkt erreicht und für $a > a_c$ zu oszillieren beginnt.

19.3. Stochastisches System

Um Zeitreihen mit Fluktuationen zu erhalten, müssen die verwendeten deterministischen Modelle um einen stochastischen Term erweitert werden. Die stochastischen Systeme werden dabei als Itô-Prozesse modelliert. Für die numerischen Berechnungen der Zeitreihen wird das Euler-Maruyama-Verfahren verwendet [42]:

$$x_i^k(t + dt) = x_i^k(t) + \dot{x}_i^k(t) dt + a \sqrt{x_i^k(t)} dW(t), \quad (19.32)$$

dabei ist $dW(t)$ das Inkrement eines Wiener-Prozesses mit einer Normalverteilung um 0 und einer Standardabweichung von \sqrt{dt} . Die Amplitude des Rauschens ist proportional zur Quadratwurzel der Populationsgröße, da wir annehmen, dass die Fluktuationen des Systems durch intrinsische Fluktuationen der Populationsdynamik verursacht werden, die auf stochastische Wachstums- und Verlustprozesse zurückzuführen sind. Während das ökologisch gesehen realistisch ist, ist hierbei wichtig anzumerken, dass dies nicht dem additiven Rauschen entspricht, das in der Herleitung der Beziehung zwischen der Kovarianzmatrix und der Jacobi-Matrix angenommen wurde. Die folgenden Ergebnisse zeigen, dass diese Annahme in der Ausformulierung der Methode kein Hindernis für die Anwendung darstellt. Als Rauschstärke wurde für die Zeitreihen $a = 0.01$ gewählt. Es wurden verschiedene Schrittweiten dt verwendet. Die Anzahl der verwendeten Zeitschritte kann zusammen mit den verwendeten Schrittweiten Tabelle 19.5 entnommen werden.

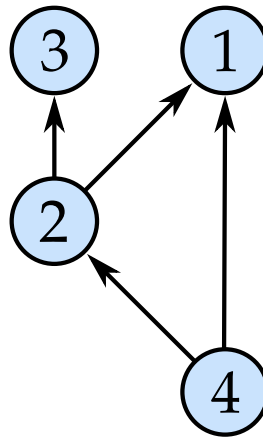


Abbildung 19.3.: Nahrungsnetzmotiv für das System mit vier Spezies.

i	α_i	ϕ_i	μ_i	ψ_i	γ_i	σ_i	δ_i	d_i
1	10	ϕ	2	-	-	0.9	0	3
2	3	-	2	1	γ	0	1	10

Tabelle 19.1.: Parameter, die für das Räuber-Beute-System mit zwei Spezies verwendet wurden.

$(\phi, \gamma)_{\text{start}}$	$(\phi, \gamma)_{\text{end}}$	Bifurkation
(0.25, 0.07)	(0.30, 0.02)	Transkritisch
(0.30, 0.10)	(0.35, 0.05)	Transkritisch
(0.35, 0.13)	(0.40, 0.08)	Transkritisch
(0.40, 0.16)	(0.45, 0.11)	Transkritisch
(0.45, 0.18)	(0.50, 0.13)	Transkritisch
(0.50, 0.21)	(0.55, 0.16)	Transkritisch
(0.55, 0.24)	(0.60, 0.19)	Turing
(0.60, 0.27)	(0.65, 0.22)	Turing
(0.65, 0.30)	(0.70, 0.25)	Turing
(0.70, 0.35)	(0.75, 0.30)	Turing
(0.75, 0.38)	(0.80, 0.33)	Turing
(0.80, 0.41)	(0.85, 0.36)	Turing
(0.85, 0.46)	(0.90, 0.41)	Turing
(0.90, 0.51)	(0.95, 0.46)	Hopf
(0.95, 0.56)	(1.00, 0.51)	Hopf

Tabelle 19.2.: Start- und Endpunkte der Trajektorien im Parameterraum, die für die Abbildung 20.2 zugrunde liegende Statistik verwendet wurden, zusammen mit den Bifurkationen, die das System für die gegebenen Trajektorien durchläuft.

i	α_i	ϕ_i	μ_i	ψ_i	γ_i	σ_i	δ_i	d_i
1	0.10	-	1	1	γ	0	1	0.01
2	0.45	-	1	1	γ	0.6	1	0.01
3	0.12	-	1	1	γ	0	1	0.01
4	0.75	ϕ	1	-	-	0.6	0	0.01

i, j	1, 2	1, 4	2, 4	3, 2
χ_{ij}	0.5	0.5	1	1
β_{ij}	1/3	1/3	2/3	2/3

Tabelle 19.3.: Parameter, die im System mit vier Spezies benutzt wurden. Es wurde entweder ϕ_4 oder γ als Bifurkationsparameter verwendet, alle anderen Parameter wurden konstant gehalten. Für die relativen Anteile am Wachstum χ_{ij} oder Verlust β_{ij} werden nur von Null verschiedene Einträge gezeigt. Im verwendeten Beispiel ist $A_{ij} = \chi_{ij}$. Wenn ϕ als Bifurkationsparameter verwendet wird, wählen wir $\gamma = 0.95$. Wenn stattdessen γ als Bifurkationsparameter verwendet wird, wählen wir $\phi = 0.93$.

r	K	λ	c	w	a	h	d_1	d_2
2	10	1	1	0.2	3	0.5	1	1

Tabelle 19.4.: Der Parametersatz, der im modifizierten Rosenzweig-MacArthur-Modell verwendet wird, um unter anderem eine Sattel-Knoten-Bifurkation zu finden.

Abbildung	20.1, 20.2	20.3	20.4 (a), (b)	20.4 (c), (d)	20.5 (a), (b)	20.5 (c), (d)
T_{\max}	200	4 200	20 000	50 000	2 000	80 000
Schritte	$2 \cdot 10^5$	$4.2 \cdot 10^6$	$2 \cdot 10^6$	$5 \cdot 10^7 (*)$	$2 \cdot 10^5$	$2 \cdot 10^6$
dt	10^{-3}	10^{-3}	10^{-2}	10^{-3}	10^{-2}	10^{-2}

Tabelle 19.5.: Die Parameter, die für die numerischen Berechnungen mit dem Euler-Maruyama-Verfahren verwendet wurden. Angegeben sind die Simulationsdauer T_{\max} und die Anzahl der Zeitschritte. Die Schrittweite dt ergibt sich aus dem Verhältnis der Simulationsdauer und der Anzahl der Schritte. (*) Im Fall von Abbildung 20.4 (c), (d) wurden nur $2 \cdot 10^6$ Zeitschritte, also jeder 25. Schritt der Zeitreihe, für die Rekonstruktion der Jacobi-Matrix verwendet.

20. Ergebnisse

Zunächst haben wir durch numerische Simulationen verrauschte Zeitreihen mit $2 \cdot 10^5$ Datenpunkten für das System mit zwei Spezies auf der Topologie mit sechs räumlichen Habitaten untersucht. Dabei wurden vier Trajektorien durch den Parameterraum ausgewählt, die Bifurkationspunkte schneiden (siehe Abbildung 19.2). Für jede dieser Trajektorien wurden 21 Zeitreihen mit statischen Parametern erzeugt. Für alle resultierenden Zeitreihen wurde die Jacobi-Matrix mit Hilfe der hier vorgestellten Methode rekonstruiert und deren Eigenwerte berechnet. In Abbildung 20.1 ist ein Vergleich zwischen den führenden Eigenwerten der rekonstruierten Jacobi-Matrix und der analytischen Jacobi-Matrix des zugrundeliegenden deterministischen Systems dargestellt. Bevor das System die Bifurkation durchläuft, stimmt der aus der Rekonstruktion geschätzte führende Eigenwert mit dem analytisch berechneten überein. Nach der Bifurkation verlässt das System den betrachteten Fixpunkt. Somit stimmen die aus der Zeitreihe geschätzten Eigenwerte nicht mehr mit den analytisch für den Fixpunkt berechneten Eigenwerten überein.

In Abbildung 20.1 (d) ist zu erkennen, dass der rekonstruierte Eigenwert in einem gewissen Bereich nach der Bifurkation sehr nahe bei Null liegt. Das passiert, weil sich das System auf einen stabilen Grenzzyklus zubewegt, für den der Lyapunov-Exponent Null ist. Die Reproduktion dieser Null durch den Algorithmus liefert den unerwarteten Hinweis darauf, dass die Methode sogar einige Informationen über Systeme liefern kann, die sich nicht in Fixpunkten befinden.

Eine genauere Betrachtung der in Abbildung 20.1 gezeigten Verläufe deutet darauf hin, dass die Rekonstruktion besser wird, wenn sich das System der Bifurkation nähert. Um das genauer zu untersuchen, haben wir 15 Trajektorien betrachtet, die verschiedene Bifurkationen durchlaufen (siehe Tabelle 19.1). Für jede dieser Trajektorien wurden drei Zeitreihen erzeugt. In Abbildung 20.2 ist in einem Boxplot aufbereitet, wie sich die Abweichung der rekonstruierten Eigenwerte von den analytischen Eigenwerten für bestimmte analytische Eigenwerte verhält. Der Plot zeigt, dass die Eigenwerte in der Nähe der Bifurkation genauer geschätzt werden. Wie zuvor angesprochen, funktioniert nach den Bifurkationen der Vergleich zwischen den geschätzten und analytischen Eigenwerten nicht mehr. Daher wurde im gezeigten Ausschnitt auf noch größere Eigenwerte verzichtet, für die die Abweichung noch größer wird.

Der Bereich, der für die Voraussage von kritischen Übergängen am wichtigsten ist, ist in der Nähe der Bifurkation, wenn der führende Eigenwert noch negativ, aber nahe der Null ist. Unsere Ergebnisse legen nahe, dass die Methode in diesem Bereich besser funktioniert als für Systeme, deren Eigenwerte negativer sind. Die Methode funktioniert also besser für Systeme in der Nähe eines kritischen Übergangs als für Systeme, die stabiler sind.

Bisher haben wir die Methode auf statische Zeitreihen, also Zeitreihen mit konstanten Parametern, angewendet, um deren Stabilität zu schätzen. Eine praktischere Anwendung ist es, kritische Übergänge in Zeitreihen vorherzusagen, deren Parameter sich mit der Zeit kontinuierlich ändern, während sich das System dem Übergang nähert. Um die Methode für eine solche Situation zu testen, haben wir Zeitreihen auf Grundlage des zuvor beschriebenen Modells erzeugt, wobei aber diesmal die Parameter während der Simulation entsprechend der in Abbildung 19.2 gezeigten Trajektorien kontinuierlich variiert wurden. Das System nähert sich dabei also kontinuierlich der Bifurkation an, bis diese überschritten wird.

Für die Situation, in der sich die Parameter ändern, kann man für einen bestimmten Zeitpunkt fragen, wie es um die Stabilität des Systems beschaffen ist. Um eine Schätzung mithilfe der vorgestellten Methode zu erhalten, verwenden wir einen Ausschnitt aus der Zeitreihe und behandeln diesen näherungsweise wie eine statische Zeitreihe. Dementsprechend verwenden wir ein Testfenster mit einer Breite τ , die direkt vor dem betrachteten Zeitpunkt liegt.

Für einige Beispieltrajektorien finden wir, dass die Methode den Trend gut wiedergibt, mit dem sich der Eigenwert der Null nähert, auch wenn deutliche Fluktuationen der Schätzung um den analytischen Eigenwert zu sehen sind. Auch hier ist die Übereinstimmung für Systeme in der Nähe des Bifurkationspunktes besser, als für weiter entfernte Systeme. Ein Beispiel ist in Abbildung 20.3 (a) gezeigt. Die Methode neigt aber dazu, den Bifurkationspunkt konsistent etwas zu spät einzuschätzen. Das ist aber auch zu erwarten, wenn man bedenkt, dass der geschätzte Eigenwert einen Durchschnittswert für das gewählte Zeitfenster und nicht für den Endpunkt darstellt. Für einen monoton steigenden Eigenwert liegt die Schätzung also unter dem eigentlichen Eigenwert. Daher wurde in Abbildung 20.3 (b) der geschätzte Eigenwert in die Mitte des Zeitfensters geschoben. Dadurch wird die Schätzung wesentlich genauer.

Um die Anwendbarkeit der Methode auf größere Netzwerke zu testen, wenden wir die Rekonstruktion der Jacobi-Matrix auf Systeme mit vier Spezies auf 15 Patches an (siehe Abbildung 20.4). Auch für größere Systeme ist die erzielte Genauigkeit immer noch recht gut, auch wenn die Methode in diesem Fall dazu neigt, die Eigenwerte etwas zu niedrig einzuschätzen. Für den Fall von Zeitreihen mit konstanten Parametern nimmt diese Abweichung wieder in der Nähe der Bifurkation ab (Abbildung 20.4 (a) und (b)). Aber im Fall der Zeitreihen mit kontinuierlich variierten Parametern liegen die geschätzten Eigenwerte konsistent unterhalb der analytischen berechneten Eigenwerte (Abbildung 20.4 (c) und (d)). Das Auftreten der Bifurkation wird also später eingeschätzt, als das deterministische Modell vermuten lässt. Wir vermuten, dass das an der nicht-autonomen Natur des Systems und an einer durch das Rauschen verursachten Verzögerung der Bifurkation liegt. Es ist zu erwarten, dass diese Verzögerung in größeren Nahrungsnetzen ausgeprägter ist, da es Räuber auf höheren trophischen Ebenen gibt, deren Dynamik auf langsameren Zeitskalen stattfinden. Wenn das der Fall ist, dann liefern die Eigenwerte der rekonstruierten Jacobi-Matrix eine bessere Schätzung des Bifurkationspunktes als die analytische Lösung des deterministischen Systems.

Bisher haben wir Systeme betrachtet, die basierend auf dem Ansatz der generalisierten Methode designed wurden. Wir ergänzen diese Untersuchungen um ein gut etabliertes ökologisches Modell. Dafür verwenden wir das Rosenzweig-MacArthur-Räuber-Beute-Modell [101] mit einem quadratischen Verlustterm und Diffusion auf dem räumlichen Netz mit sechs Habitaten. Auch für dieses Modell wird eine gute Übereinstimmung zwischen dem führenden Eigenwert der rekonstruierten Jacobi-Matrix und dem Eigenwert des deterministischen Systems erreicht (siehe Abbildung 20.5). Außerdem nimmt auch hier die Genauigkeit der rekonstruierten Werte in der Nähe der Bifurkation deutlich zu.

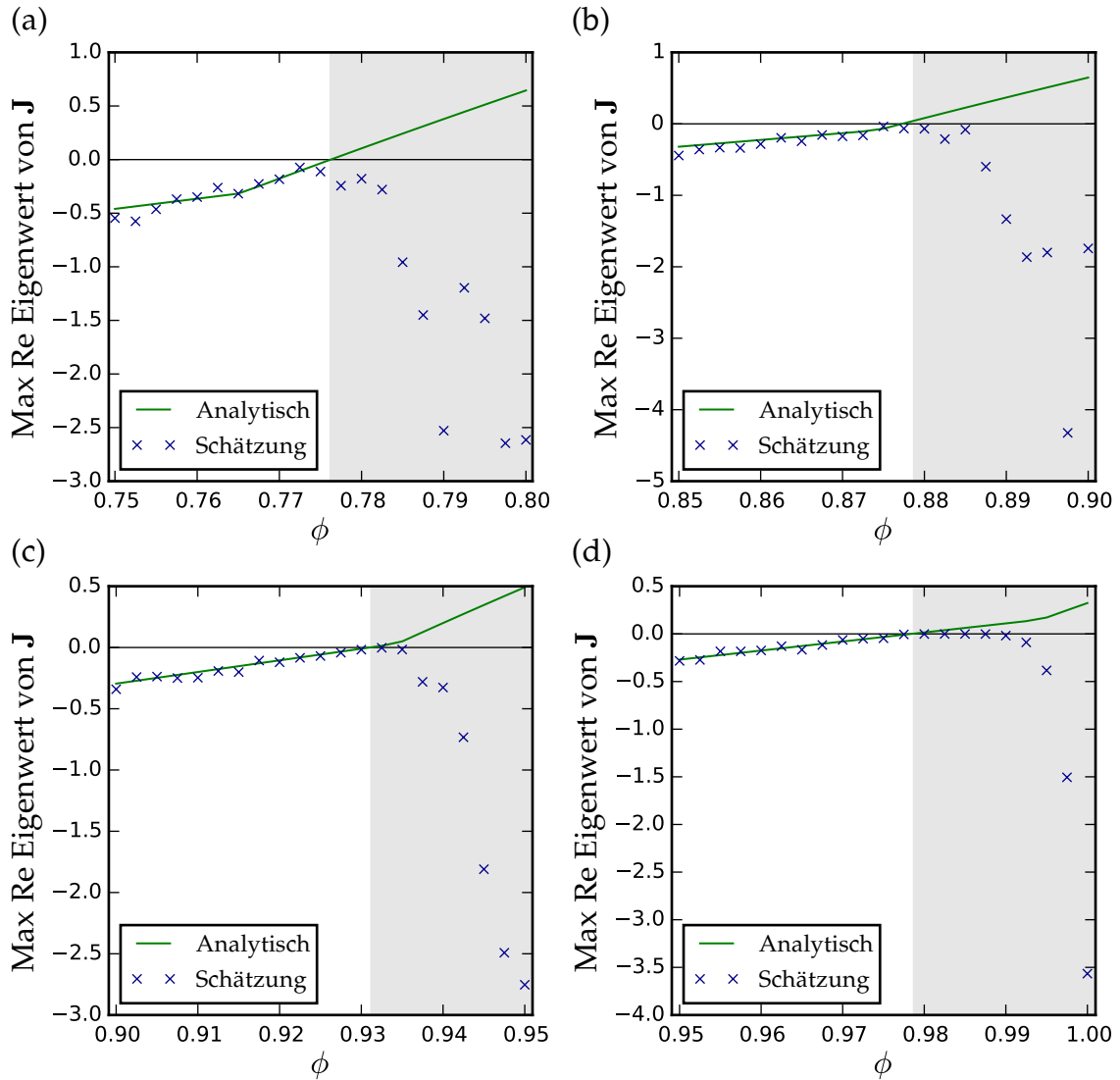


Abbildung 20.1.: Vergleich zwischen dem analytisch bestimmten führenden Eigenwert des zugrundeliegenden deterministischen Systems und dem mithilfe der rekonstruierten Jacobi-Matrix geschätzten Eigenwert der fluktuierenden Zeitreihe für das Räuber-Beute-System $S = 2$ Spezies auf $N = 6$ Habitaten. Die verschiedenen Plots entsprechen den vier Trajektorien im Parameterraum, die in Abbildung 19.2 gezeigt werden. Die geschätzten Werte sind in dem Bereich, in dem der betrachtete Fixpunkt stabil ist, in guter Übereinstimmung mit den analytisch bestimmten Werten. Der Bereich, in dem der Realteil des analytischen Eigenwerts positiv wird und der betrachtete Fixpunkt somit instabil ist, ist grau unterlegt. Es treten in (a), (b) Turing- und in (c), (d) Hopf-Bifurkationen auf. Es wurden die folgenden Parameterbereiche für (ϕ, γ) verwendet: (a) (0.75, 0.38) bis (0.8, 0.33); (b) (0.85, 0.46) bis (0.9, 0.41); (c) (0.9, 0.51) bis (0.95, 0.46); (d) (0.95, 0.56) bis (1.0, 0.51).

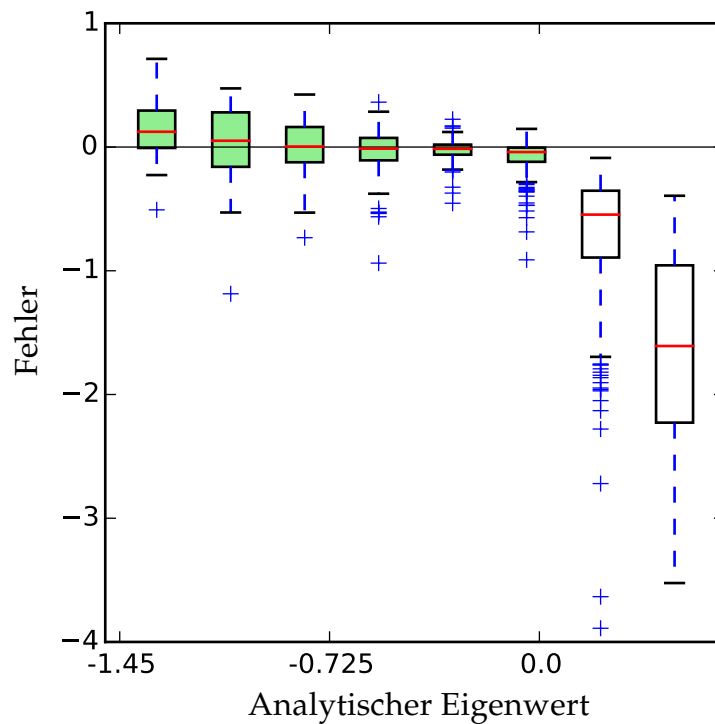


Abbildung 20.2.: Der Plot zeigt den Fehler der Eigenwertschätzung in Abhängigkeit vom analytischen Eigenwert für ein System mit $S = 2$ Spezies auf $N = 6$ Habitaten. Der Fehler ist die Differenz des geschätzten und des analytischen Eigenwerts. Um die Daten für die gezeigte Statistik zu sammeln wurden 15 Trajektorien durch den Parameterraum verwendet, die transkritische, Turing- und Hopf-Bifurkationen durchlaufen. Für alle Trajektorien wurden drei verschiedene Realisierungen analysiert. Die Fehler sind für negative führende Eigenwerte klein. In der Nähe der Bifurkation wird der Fehler kleiner. Fehler für größere analytische Eigenwerte wurden abgeschnitten, da die Schätzung für positive Eigenwerte nicht funktioniert.

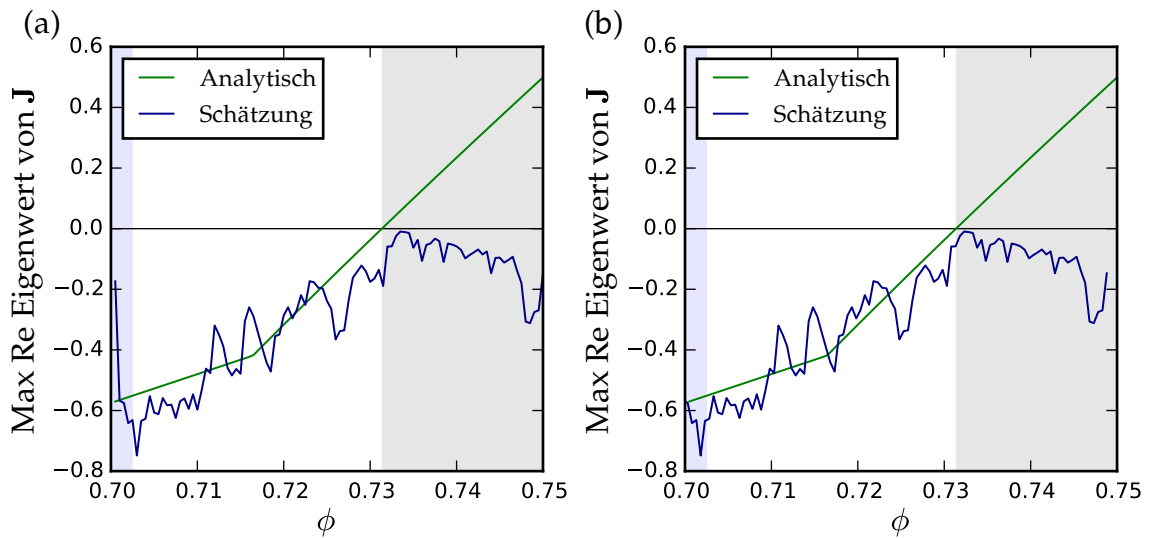


Abbildung 20.3.: Eigenwertschätzung im Vergleich zum analytisch bestimmten Eigenwert für eine Turing-Bifurkation aus dem Räuber-Beute-System mit $S = 2$ Spezies auf $N = 6$ Habitaten. Die Bifurkationsparameter sind (ϕ, γ) im Intervall von $(0.70, 0.35)$ bis $(0.75, 0.30)$. Im grau unterlegten Bereich ist der Realteil des analytischen Eigenwerts positiv und somit der betrachtete Fixpunkt instabil. Das blau unterlegte Intervall zeigt die Größe des Testfensters, das für die Analyse verwendet wurde. In Plot (a) sind die geschätzten Eigenwerte am Ende des Testfensters platziert. In Plot (b) sind die geschätzten Eigenwerte dagegen in der Mitte des Testfensters platziert, wodurch der geschätzte Bifurkationspunkt näher am analytisch bestimmten Bifurkationspunkt liegt.

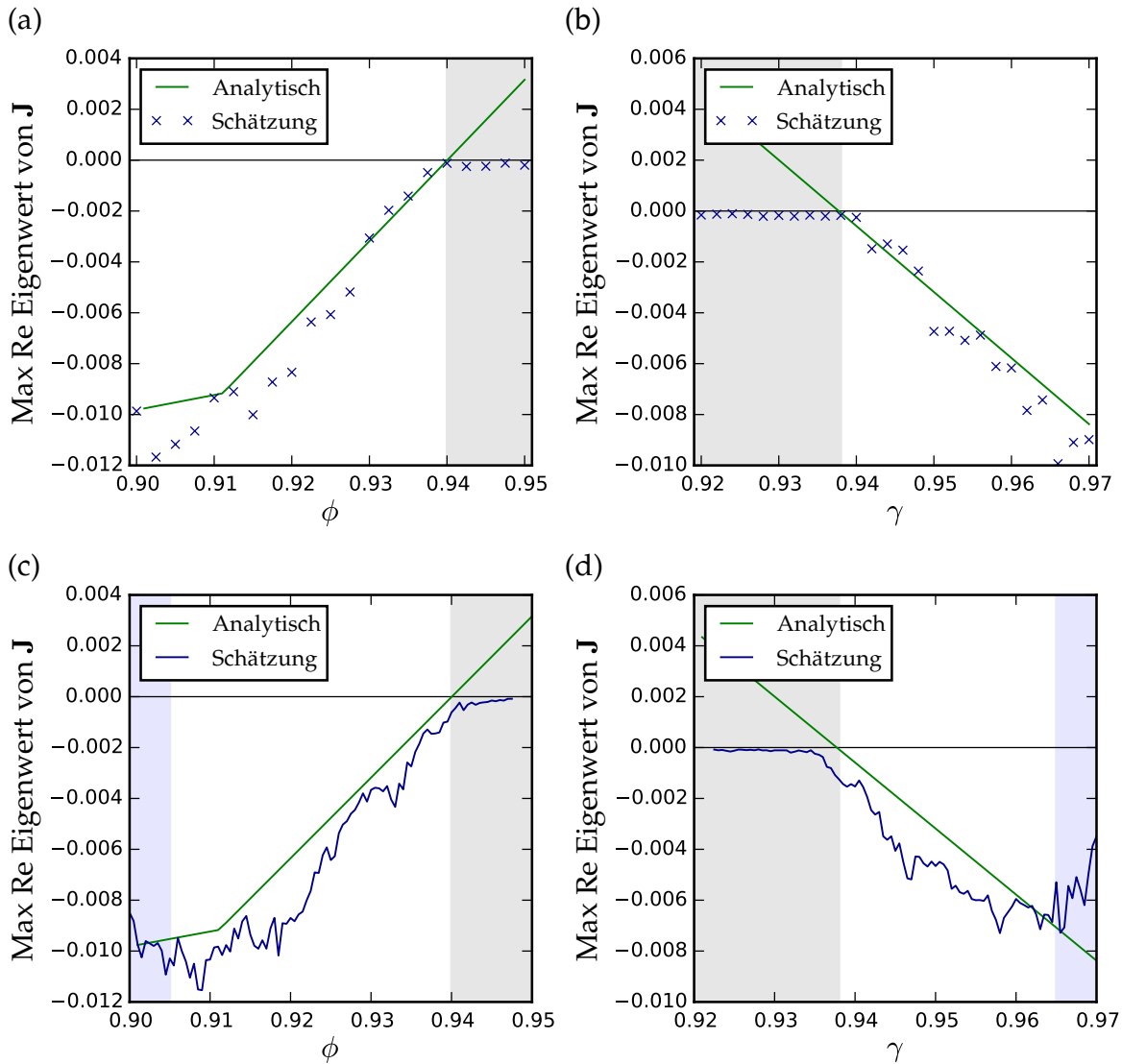


Abbildung 20.4.: Eigenwertschätzungen für das System mit vier Spezies auf 15 Habitaten. Das System durchläuft eine Hopf-Bifurkation. In (a) und (b) wurden Zeitreihen mit statischen Parametern verwendet, während in (c) und (d) die Bifurkationsparameter kontinuierlich von der stabilen in die instabile Region (grau) variiert wurden. Die blaue Region zeigt die Größe des Testfensters. Die geschätzten Eigenwerte werden in der Mitte des Testfensters gezeigt.

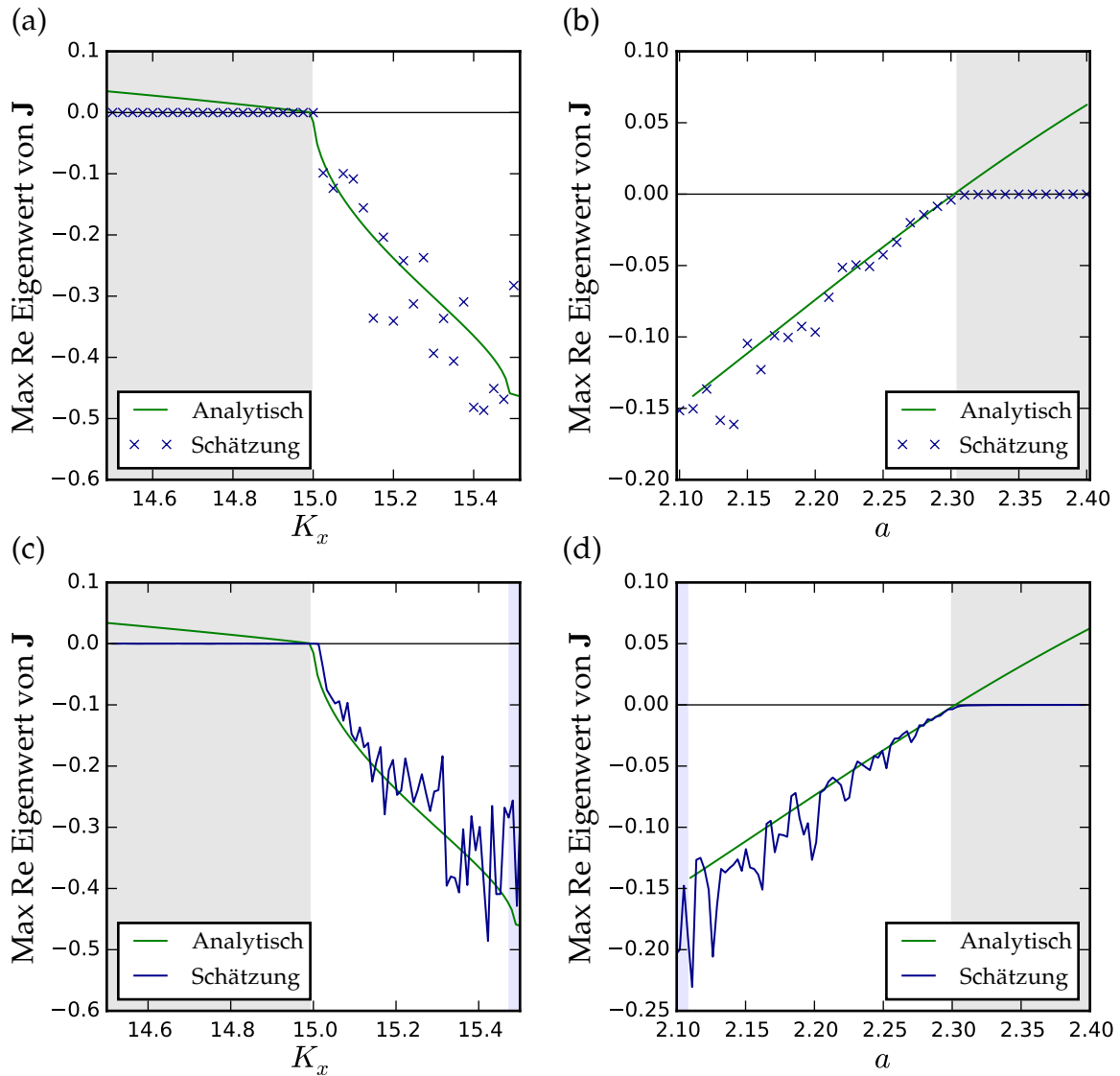


Abbildung 20.5.: Eigenwertschätzungen im modifizierten Rosenzweig-MacArthur-Modell. Die linken Plots (a) und (c) zeigen eine Sattel-Knoten-Bifurkation. Die rechten Plots (b) und (d) zeigen eine Hopf-Bifurkation. In (a) und (b) wurden Zeitreihen mit statischen Parametern verwendet. In (c) und (d) wurde der Bifurkationsparameter kontinuierlich von der stabilen in die instabile Region (grau) variiert. Die blaue Region zeigt die Größe des Testfensters. Die geschätzten Werte werden in der Mitte des Testfensters gezeigt.

21. Diskussion

In diesem Teil der Arbeit wurde eine Methode vorgestellt, mit der aus den Korrelationen einer fluktuierenden Zeitreihe und zusätzlichen Informationen über strukturelle Einschränkungen der Interaktionen die Jacobi-Matrix des entsprechenden Systems rekonstruiert werden kann. Dabei wurde auf der vorangegangenen Arbeit von Honerkamp, van Kampen, Steuer und Anderen [48, 108, 120] aufgebaut, die einen geschlossenen Ausdruck für den Zusammenhang zwischen der Korrelationsmatrix und der Jacobi-Matrix hergeleitet haben.

Die strukturellen Zusatzinformationen werden benötigt, um zu vermeiden, dass das zugrundeliegende Gleichungssystem unterbestimmt ist. Wie zuvor gezeigt, reicht es aus $N(N-1)/2$ Paare von Variablen unter den N Variablen des Systems zu identifizieren, die nicht direkt miteinander interagieren. Ausgedrückt in der Sprache von Netzwerken bedeutet das, dass der Grad z des Netzwerks unterhalb einer Grenze liegen muss, damit diese Bedingung erfüllt ist:

$$z < \frac{N-1}{2}. \quad (21.1)$$

Diese Bedingung sollte in vielen Anwendungsgebieten einfach zu erfüllen sein und in größeren Systemen wird dies in der Regel einfacher.

Um die Methode zu testen, haben wir diese auf ein explizites stochastisches Meta-Nahrungsnetzmodell angewendet. Dabei haben wir mithilfe der rekonstruierten Jacobi-Matrix den führenden Eigenwert des Systems berechnet. Auf diese Weise konnten zuverlässig bevorstehende Bifurkationen vorhergesagt werden. Zum Vergleich haben wir den analytisch berechneten führenden Eigenwert des dem Modell zugrundeliegenden deterministischen Systems herangezogen. Dadurch konnte die Genauigkeit der rekonstruierten Eigenwerte bestätigt werden. Dieses Beispiel hat gezeigt, dass eine relativ robuste Rekonstruktion des führenden Eigenwerts der Jacobi-Matrix sogar in hochgradig nichtlinearen Multi-Layer-Netzen mit Dynamik auf mehreren verschiedenen Zeitskalen möglich ist. Die große Menge an Daten, die dafür benötigt wird, ist aber weiterhin ein Hinderungsgrund für eine Anwendung in der empirischen Ökologie.

Es gibt verschiedene Anhaltspunkte, die vermuten lassen, dass die Menge der für die Rekonstruktion benötigten Daten reduziert werden kann. Der erste Anhaltspunkt ist der beobachtete Anstieg der Genauigkeit der Rekonstruktion in der Nähe des Bifurkationspunktes. Wenn sich das System bereits sehr nahe an der Bifurkation befindet könnte eine geringere Datenmenge ausreichen, um eine ausreichend genaue Rekonstruktion zu erhalten. Ein Ziel künftiger Untersuchungen wäre es zu bestimmen, wie die Genauigkeit mit dem Abstand zur Bifurkation zusammenhängt.

Ein weiterer Ansatz wäre es die Abtastung der Zeitreihen zu optimieren, um so möglicherweise die erforderliche Datenmenge zu reduzieren. Denkbar wäre beispielsweise ein iteratives Schema, ähnlich wie in Aufderheide *et al.* (2013) [8], bei dem eine kleine Zahl von Stichproben verwendet wird, um eine initiale Schätzung der Jacobi-Matrix zu erhalten. Mit der initial geschätzten Matrix können dann die relevanten Zeitskalen und die wichtigen Einträge der Kovarianzmatrix identifiziert und damit die Abtastung der Zeitreihen beziehungsweise der Aufwand der Datenerhebung entsprechend optimiert werden.

Außerdem könnte man neben den strukturellen Einschränkungen weitere Informationen nutzen, die über ein System zur Verfügung stehen. Der auf der Jacobi-Matrix basierende Ansatz erlaubt es, dass weiteres Wissen über das System eingebracht werden kann, das beispielsweise in der ökologischen Anwendung vorhanden ist. Als Beispiele können die in den vorherigen Teilen dieser Arbeit verwendeten Exponentenparameter μ für die Beschränkung der Populationsgrößen und ψ für die Abhängigkeit der Jagdrate von der Räuberpopulation dienen. Das vorausgehende Beispiel von Lade *et al.* (2012) [61] legt nahe, dass dadurch die Menge der benötigten Daten drastisch reduziert werden kann.

Die vorgestellte Methode kann schon jetzt in Bereichen nützlich sein, in denen ausreichend Daten zur Verfügung stehen. Beispiele hierfür sind technische Systeme, wie Strom- und Kommunikationsnetze oder eine Anwendung in der Wirtschaft. Auch in Studien über den Metabolismus werden Rekonstruktionen der Jacobi-Matrix bereits oft genutzt [53]. Für diese Anwendung bietet der hier verwendete Ansatz eine geschlossene mathematische Form für ein Problem, dass bisher mit Methoden des maschinellen Lernens gelöst wird. Durch die Rekonstruktion von Jacobi-Matrizen kann neben der Anwendung als Frühwarnzeichen auch ein tieferes Verständnis über ein System erreicht werden. Die Jacobi-Matrix kann beispielsweise als Repräsentation für Kausalität im System gesehen werden. Die vorgestellte Methode zur Rekonstruktion von Jacobi-Matrizen bietet daher eine Möglichkeit Kausalitäten aus Korrelationen zu folgern.

Die vorgestellte Methode zur Rekonstruktion von Jacobi-Matrizen ist ein vielversprechender Ansatz für die Analyse von komplexen Systemen nahe kritischer Übergänge. Auch wenn die Menge der für die Rekonstruktion benötigten Daten eine beachtliche Einschränkung in der Anwendung darstellt, besteht die Hoffnung, dass diese Hürde durch zukünftige Optimierungen der Methode reduziert werden kann. Bis dahin lässt sich die Methode in Bereichen anwenden, in denen ausreichend Daten vorhanden sind.

Teil VI.

Diskussion

Diskussion

Die im Rahmen dieser Arbeit vorgestellten Methoden basieren auf der linearen Stabilitätsanalyse. Dabei wird das System in der Umgebung eines Fixpunktes linearisiert. Diese Linearisierung liefert die Jacobi-Matrix, die wichtige Informationen über ein System enthält. Die Jacobi-Matrix beschreibt, wie das System auf kleine Störungen eines Fixpunktes reagiert. Im Rahmen der linearen Stabilitätsanalyse wird das Spektrum dieser Matrix berechnet. Der führende Eigenwert der Jacobi-Matrix liefert dann die Information darüber, ob das betrachtete Gleichgewicht stabil ist oder nicht.

Der Master-Stability-Funktions-Ansatz stellt eine Möglichkeit dar, das Spektrum der Jacobi-Matrix zu berechnen, wenn es sich bei dem betrachteten Gleichgewicht um einen homogenen Zustand handelt. Das Eigenwertproblem der Jacobi-Matrix wird dabei in kleinere Teilprobleme zerlegt. In Teil III dieser Arbeit wurde der Ansatz der Master-Stability-Funktionen verwendet, um den Mechanismus der diffusionsgetriebenen Instabilitäten auf diskreten räumlichen Netzwerken zu untersuchen. Dabei haben wir gesehen, dass dies genauso elegant möglich ist wie für Reaktions-Diffusions-Systeme mit kontinuierlichem Raum. Anhand eines generalisierten Modells für Meta-Nahrungsnetze haben wir gesehen, dass sich das Eigenwertproblem der Jacobi-Matrix in einen Teil für das räumliche Netzwerk und einen Teil, der von der lokalen Dynamik und der Art der Kopplung abhängt, zerlegen lässt. Der verwendete Ansatz ist dabei nicht nur auf einfache Diffusion beschränkt, sondern funktioniert auch für dichteabhängige beziehungsweise adaptive Formen der Dispersion.

Als Modell für die räumliche Struktur des Meta-Nahrungsnetzes haben wir zufällige geometrische Graphen verwendet. Bei der Konstruktion eines solchen Graphen werden zunächst die Knoten zufällig in einem Einheitsquadrat verteilt. Dann werden alle Knoten miteinander verbunden, deren Abstand kleiner ist als eine vorgegebene Reichweite. Die Unregelmäßigkeit in den Verknüpfungen von zufälligen geometrischen Graphen sorgt dafür, dass die Symmetrie gebrochen wird und die Eigenvektoren der zugehörigen Laplace-Matrix lokalisieren. Eine andere Möglichkeit Unordnung einzuführen ist es, die Stärken der verschiedenen Links zufällig zu verteilen. Beispielsweise führen in einem regelmäßigen quadratischen Gitter zufällig verteilte Verbindungsstärken zur Lokalisierung der Eigenvektoren.

Im Rahmen dieser Arbeit haben wir die Lokalisierung anhand von Meta-Nahrungsnetzen betrachtet. Die Lokalisierung der Eigenzustände des Hamilton-Operators ist in der Quantenmechanik ein bekanntes Phänomen. Überschreitet der Grad der Unordnung in einem Medium eine kritische Schwelle, so wird durch die Lokalisierung der Teilchen die Diffusion im Medium unterdrückt. Dieser Effekt wird als Anderson-Lokalisierung bezeichnet. Der Effekt ist nach P. W. Anderson benannt, der ein einfaches Modell formuliert hat, in dem diese Art der Lokalisierung auftritt [5]. Beispielsweise kann durch die Lokalisierung der freien Ladungsträger in einem Leiter ein Übergang zu einem Isolator stattfinden. Unsere Erkenntnisse legen nahe, dass eine gewisse Analogie zwischen der Lokalisierung in Meta-Nahrungsnetzen und in quantenmechanischen Systemen besteht. Durch ein besseres Verständnis dieser Analogie könnten beide Forschungsfelder profitieren.

In Teil IV dieser Arbeit wurde der Ansatz der Master-Stability-Funktionen auf Meta-Nahrungsnetze mit globalen Spezies erweitert. Dabei wurde gezeigt, dass globale Spitzenräuber in der Lage sind Meta-Nahrungsnetze zu stabilisieren, wenn sie über mehrere Beutespezies verfügen. Außerdem haben wir gesehen, dass die stabilisierende Wirkung von globalen Spitzenräubern davon abhängt, ob diese ohne Einschränkung auf die Beutepopulationen in den verschiedenen Habitaten zugreifen können. Eine Fragmentierung des Lebensraums der Spitzenräuber schadet also deren stabilisierenden Einfluss.

Das betrachtete Modell stellt einen Extremfall dar. Der globale Spitzenräuber greift auf alle Habitate gleichzeitig zu, während sich die lokalen Spezies alle im gleichen räumlichen Netzwerk ausbreiten. In einem detaillierteren Modell könnten sich die Spezies auf den verschiedenen trophischen Ebenen aber in unterschiedlichen

räumlichen Netzen bewegen. Dadurch könnte man abbilden, dass die Spezies auf den höheren tropischen Ebenen größere Einzugsgebiete haben. Damit der Master-Stability-Funktions-Ansatz funktioniert, muss eine gemeinsame Basis von Eigenvektoren für die verschiedenen Matrizen gefunden werden. Dies ist möglich, wenn die gegebenen Matrizen kommutieren. Eine Möglichkeit, bei der dies gegeben wäre, stellen Systeme dar, in denen die Spezies auf den oberen Ebenen mehrere Schritte im gleichen räumlichen Netz machen können. Die Matrizen auf den höheren Ebenen wären dann ganzzahlige Potenzen der Laplace-Matrix des zugrundeliegenden räumlichen Graphen.

In Teil V dieser Arbeit wurde eine Methode vorgestellt, mit der es möglich ist aus den Korrelationen einer Zeitreihe eines stochastisch fluktuierenden Systems unter der Zuhilfenahme struktureller Informationen die Jacobi-Matrix des Systems zu rekonstruieren. Ziel ist es durch die Zuhilfenahme weiterer Information über das System die Menge der benötigten Daten zu reduzieren, die für einen korrelationsbasierten Ansatz benötigt werden.

Die Menge der Daten, die in den Tests für die Rekonstruktion der Jacobi-Matrix verwendet wurden, war immer noch sehr hoch. Die Tests der Methode haben zwar gezeigt, dass sich brauchbare Jacobi-Matrizen rekonstruieren lassen, eine quantitative Untersuchung der dafür benötigten Datenmenge steht aber noch aus. Wir haben gesehen, dass die Schätzung der Eigenwerte in der Nähe einer bevorstehenden Bifurkation genauer wurde. Es ist also anzunehmen, dass die benötigte Datenmenge für eine Schätzung mit einer geforderten Genauigkeit vom Abstand des Systems von einer etwaigen Bifurkation abhängt.

Die Güte der Rekonstruktion hängt außerdem von der gegebenen Rauschstärke ab. In unseren Tests haben wir eine Rauschstärke gewählt, die in einem optimalen Bereich liegt. Ist die Rauschstärke zu klein, so können durch die Fluktuationen und die daraus resultierenden Reaktionen des Systems nicht genug Informationen für die Jacobi-Matrix gewonnen werden. Wenn die Rauschstärke zu groß ist, werden die Korrelationen durch den steigenden Zufall verdeckt. Die Menge der für die Rekonstruktion benötigten Daten hängt also auch von der Amplitude der Fluktuationen ab.

Trotz der bestehenden Einschränkungen kann die vorgestellte Methode schon jetzt in Bereichen nützlich sein, in denen die erforderlichen Datenmengen zur Verfügung stehen. Sie bietet eine analytisch geschlossene Form für die Rekonstruktion der Jacobi-Matrix und macht diese somit für Systeme zugänglich, für die keine ausreichend exakten Modelle vorliegen.

In Rahmen dieser Arbeit wurden verschiedene Methoden vorgestellt, die auf der linearen Stabilitätsanalyse basieren. Obwohl alle Methoden in dieser Arbeit auf Meta-Nahrungsnetze angewendet wurden, können die gezeigten Methoden auch Anwendungen in anderen Forschungsfeldern finden, die weit über die theoretische Ökologie hinaus gehen. Zentral ist, dass in allen Teilen der Arbeit auf die Jacobi-Matrix zurückgegriffen wurde, die wichtige Informationen über die Abhängigkeiten eines dynamischen Systems liefert. Die generalisierte Methode bietet die Möglichkeit Jacobi-Matrizen für bestimmte Klassen von Modellen zu konstruieren. Dadurch ist es möglich komplexe hochgradig nichtlineare Systeme zu analysieren. Mit Hilfe des Master-Stability-Funktions-Ansatzes ist es möglich die Jacobi-Matrix für homogene Systeme effektiv zu diagonalisieren, wodurch sehr große Systeme zugänglich werden. Und die Rekonstruktion von Jacobi-Matrizen aus Zeitreihendaten unter Zuhilfenahme einiger struktureller Informationen bietet einen Zugang zur Jacobi-Matrix von Systemen, für die keine ausreichend detaillierten Modelle zur Verfügung stehen. Diese Arbeit liefert also einen Beitrag zu den Methoden, die allgemein für die Analyse komplexer dynamischer Systeme zur Verfügung stehen.

Literaturverzeichnis

- [1] Guillermo Abramson and Marcelo Kuperman. Social games in a social network. *Phys. Rev. E*, 63:030901, Feb 2001.
- [2] Rafiq Agaev and Pavel Chebotarev. On the spectra of nonsymmetric laplacian matrices. *Linear Algebra and its Applications*, 399:157–168, 2005.
- [3] Stefano Allesina and Mercedes Pascual. Network structure, predator–prey modules, and stability in large food webs. *Theoretical Ecology*, 1(1):55–64, Mar 2008.
- [4] Stefano Allesina and Si Tang. Stability criteria for complex ecosystems. *Nature*, 483(7388):205–208, 2012.
- [5] P. W. Anderson. Absence of diffusion in certain random lattices. *Phys. Rev.*, 109:1492–1505, Mar 1958.
- [6] Alex Arenas, Albert Díaz-Guilera, Jurgen Kurths, Yamir Moreno, and Changsong Zhou. Synchronization in complex networks. *Phys. Rep.*, 469(3):93 – 153, 2008.
- [7] Malbor Asllani, Daniel M. Busiello, Timoteo Carletti, Duccio Fanelli, and Gwendoline Planchon. Turing patterns in multiplex networks. *Phys. Rev. E*, 90:042814, Oct 2014.
- [8] Helge Aufderheide, Lars Rudolf, Thilo Gross, and Kevin D. Lafferty. How to predict community responses to perturbations in the face of imperfect knowledge and network complexity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1773):20132355, 2013.
- [9] Edmund Barter, Andreas Brechtel, Barbara Drossel, and Thilo Gross. A closed form for jacobian reconstruction from timeseries and its application as an early warning signal in network dynamics. *arXiv preprint arXiv:1910.09698*, 2019.
- [10] Edmund Barter and Thilo Gross. Meta-food-chains as a many-layer epidemic process on networks. *Phys. Rev. E*, 93:022303, Feb 2016.
- [11] Jordi Bascompte and Carlos J. Melián. Simple trophic modules for complex food webs. *Ecology*, 86(11):2868–2873, 2005.
- [12] Amir Bashan, Yehiel Berezin, Sergey V Buldyrev, and Shlomo Havlin. The extreme vulnerability of interdependent spatially embedded networks. *Nature Phys.*, 9(10):667–672, 2013.
- [13] Martin Baurmann, Thilo Gross, and Ulrike Feudel. Instabilities in spatially extended predator-prey systems: Spatio-temporal patterns in the neighborhood of Turing-Hopf bifurcations. *J. Theor. Biol.*, 245(2):220–229, 2007.
- [14] S. Boccaletti, G. Bianconi, R. Criado, C.I. del Genio, J. Gómez-Gardeñes, M. Romance, I. Sendiña-Nadal, Z. Wang, and M. Zanin. The structure and dynamics of multilayer networks. *Phys. Rep.*, 544(1):1 – 122, 2014.
- [15] Andreas Brechtel, Philipp Gramlich, Daniel Ritterskamp, Barbara Drossel, and Thilo Gross. Master stability functions reveal diffusion-driven pattern formation in networks. *Phys. Rev. E*, 97:032307, Mar 2018.
- [16] Andreas Brechtel, Thilo Gross, and Barbara Drossel. Far-ranging generalist top predators enhance the stability of meta-foodwebs. *Scientific Reports*, 9(1):12268–, 2019.

-
- [17] Ulrich Brose, Julia L. Blanchard, Anna Eklöf, Nuria Galiana, Martin Hartvig, Myriam R. Hirt, Gregor Kalinkat, Marie C. Nordström, Eoin J. O’Gorman, Björn C. Rall, Florian D. Schneider, Elisa Thébault, and Ute Jacob. Predicting the consequences of species loss using size-structured biodiversity approaches. *Biological Reviews*, 92(2):684–697, 2017.
- [18] Ulrich Brose, Richard J. Williams, and Neo D. Martinez. Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecology Letters*, 9(11):1228–1236, 2006.
- [19] James H. Brown and Astrid Kodric-Brown. Turnover rates in insular biogeography: Effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58(2):445–449, 1977.
- [20] Sergey V Buldyrev, Roni Parshani, Gerald Paul, H Eugene Stanley, and Shlomo Havlin. Catastrophic cascade of failures in interdependent networks. *Nature*, 464(7291):1025–1028, 2010.
- [21] Emanuele Cozzo, Guilherme Ferraz de Arruda, Francisco A. Rodrigues, Yamir Moreno, and Guilherme Ferraz De Arruda. Multilayer networks: metrics and spectral properties. *Interconnected Networks*, pages 17–35, 2015.
- [22] Mihai Cucuringu and Michael W Mahoney. Localization on low-order eigenvectors of data matrices. *arXiv preprint arXiv:1109.1355*, 2011.
- [23] Vasilis Dakos, Stephen R. Carpenter, William A. Brock, Aaron M. Ellison, Vishwesha Guttal, Anthony R. Ives, Sonia Kéfi, Valerie Livina, David A. Seekell, Egbert H. van Nes, and Marten Scheffer. Methods for detecting early warnings of critical transitions in time series illustrated using simulated ecological data. *PLoS ONE*, 7(7):e41010, 2012.
- [24] Jesper Dall and Michael Christensen. Random geometric graphs. *Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 66(1), 2002.
- [25] M De Domenico, A Sole-Ribalta, E Omodei, S Gomez, and A Arenas. Ranking in interconnected multilayer networks reveals versatile nodes. *Nature Communications*, 6:6868, 2015.
- [26] Manlio De Domenico, Clara Granell, Mason A. Porter, and Alex Arenas. The physics of spreading processes in multilayer networks. *Nature Physics*, 12:901–906, 2016.
- [27] Manlio De Domenico, Albert Solé-Ribalta, Emanuele Cozzo, Mikko Kivelä, Yamir Moreno, Mason A. Porter, Sergio Gómez, and Alex Arenas. Mathematical formulation of multilayer networks. *Physical Review X*, 3(4), 2014.
- [28] Charo I. del Genio, Jesús Gómez-Gardeñes, Ivan Bonamassa, and Stefano Boccaletti. Synchronization in networks with multiple interaction layers. *Science Advances*, 2:1–10, 2016.
- [29] C.P. Dettmann, O. Georgiou, and G. Knight. Spectral statistics of random geometric graphs. *Europhysics Letters*, 118:18003, 2017.
- [30] L.D. Fernandes and M. A. M. de Aguiar. Turing patterns and apparent competition in predator-prey food webs on networks. *Physical Review E*, 86:056203, 2012.
- [31] Joern Fischer and David B. Lindenmayer. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16(3):265–280, 2007.
- [32] Jianxi Gao, Sergey V. Buldyrev, H. Eugene Stanley, and Shlomo Havlin. Networks formed from interdependent networks. *Nature Physics*, 8(1):40–48, 2011.
- [33] A. Gierer and H. Meinhardt. A theory of biological pattern formation. *Kybernetik*, 12:30–39, 1972.
- [34] E. Gilbert. Random plane networks. *Journal of the Society for Industrial and Applied Mathematics*, 9(4):533–543, 1961.
- [35] Philipp Gramlich. *Stability of steady states of meta-food webs on discrete spatial networks*. PhD thesis, Technische Universität, Darmstadt, 2018.

-
- [36] Philipp Gramlich, Sebastian J. Plitzko, Lars Rudolf, Barbara Drossel, and Thilo Gross. The influence of dispersal on a predator-prey system with two habitats. *Journal of Theoretical Biology*, 398:150–161, 2015.
- [37] D. Gravel, F. Massol, and M. A. Leibold. Stability and complexity in model meta-ecosystems. *Nature Communications*, 7:12457, 2016.
- [38] Thilo Gross and Ulrike Feudel. Generalized models as a universal approach to the analysis of nonlinear dynamical systems. *Physical Review E*, page 15, 2006.
- [39] Thilo Gross, Lars Rudolf, Simon A Levin, and Ulf Dieckmann. Generalized models reveal stabilizing factors in food webs. *Science*, 325(5941):747–750, 2009.
- [40] John Guckenheimer and Philip Holmes. *Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems and the Bifurcations of Vector Fields*. Springer Verlag, New York, 1983.
- [41] Michaela Hamm and Barbara Drossel. Habitat heterogeneity hypothesis and edge effects in model metacommunities. *Journal of Theoretical Biology*, 426:40 – 48, 2017.
- [42] Xiaoying Han and Peter E Kloeden. *Random ordinary differential equations and their numerical solution*. Springer, 2017.
- [43] Ilkka Hanski. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, 1999.
- [44] Ian A. Hatton, Andy P. Dobson, David Storch, Eric D. Galbraith, and Michel Loreau. Linking scaling laws across eukaryotes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(43):21616–21622, 2019.
- [45] Ian A. Hatton, Kevin S. McCann, John M. Fryxell, T. Jonathan Davies, Matteo Smerlak, Anthony R. E. Sinclair, and Michel Loreau. The predator-prey power law: Biomass scaling across terrestrial and aquatic biomes. *Science*, 349(6252), 2015.
- [46] Myriam R. Hirt, Walter Jetz, Björn C. Rall, and Ulrich Brose. A general scaling law reveals why the largest animals are not the fastest. *Nature Ecology & Evolution*, 1(August), 2017.
- [47] C. S. Holling. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the european pine sawfly. *The Canadian Entomologist*, 91(5):293–320, 1959.
- [48] Josef Honerkamp. *Stochastische dynamische systeme*. Wiley VCH, Weinheim, 1990.
- [49] George E. Hutchinson. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, 93(870):145–159, 1959.
- [50] Vincent Jansen and Giorgos Kokkoris. Complexity and stability revisited. *Ecology Letters*, 6:498 – 502, 06 2003.
- [51] Boris Kartascheff, Lotta Heckmann, Barbara Drossel, and Christian Guill. Why allometric scaling enhances stability in food web models. *Theoretical Ecology*, 3(3):195–208, 2010.
- [52] Sonia Kéfi, Vishwesh Guttal, William A. Brock, Stephen R. Carpenter, Aaron M. Ellison, Valerie N. Livina, David A. Seekell, Marten Scheffer, Egbert H. van Nes, and Vasilis Dakos. Early warning signals of ecological transitions: Methods for spatial patterns. *PLoS ONE*, 9(3):e92097, 2014.
- [53] Mohammad Jafar Khatibipour, Furkan Kurtoğlu, and Tunahan Çakır. Jacly: a jacobian-based method for the inference of metabolic interactions from the covariance of steady-state metabolome data. *PeerJ*, 6:e6034, 2018.
- [54] Mikko Kivelä, Alex Arenas, Marc Barthelemy, James P. Gleeson, Yamir Moreno, and Mason A. Porter. Multilayer networks. *Journal of Complex Networks*, 2(3):203–271, 2014.
- [55] Nikos E. Kouvaris, Shigefumi Hata, and Albert Díaz Guilerá. Pattern formation in multiplex networks. *Scientific Reports*, 5(1):10840, 2015.
- [56] B Kramer and A MacKinnon. Localization: theory and experiment. *Reports on Progress in Physics*, 56(12):1469–1564, dec 1993.

-
- [57] Christian Kuehn. A mathematical framework for critical transitions: Bifurcations, fast–slow systems and stochastic dynamics. *Physica D*, 240(12):1020–1035, 2011.
- [58] Christian Kuehn, Stefan Siegmund, and Thilo Gross. Dynamical analysis of evolution equations in generalized models. *IMA Journal of Applied Mathematics*, 78(5):1051–1077, 2013.
- [59] Christian Kuehn, Gerd Zschaler, and Thilo Gross. Early warning signs for saddle-escape transitions in complex networks. *Scientific Reports*, 5(1):13190, 2015.
- [60] Sonia Kéfi, Eric L. Berlow, Evie A. Wieters, Lucas N. Joppa, Spencer A. Wood, Ulrich Brose, and Sergio A. Navarrete. Network structure beyond food webs: mapping non-trophic and trophic interactions on chilean rocky shores. *Ecology*, 96(1):291–303, 2015.
- [61] Steven J. Lade and Thilo Gross. Early warning signals for critical transitions: A generalized modeling approach. *PLoS Computational Biology*, 8(2):e1002360, 2012.
- [62] Pietro Landi, Henintsoa O. Minoarivelo, Åke Brännström, Cang Hui, and Ulf Dieckmann. Complexity and stability of ecological networks: a review of the theory. *Population Ecology*, 60(4):319–345, Oct 2018.
- [63] Craig A. Layman, John P. Quattrochi, Caroline M. Peyer, and Jacob E. Allgeier. Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. *Ecology Letters*, 10(10):937–944, 2007.
- [64] Richard Levins. Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15(3):237–240, 1969.
- [65] I. Leyva, R. Sevilla-Escoboza, I. Sendiña-Nadal, R. Gutiérrez, J.M. Buldú, and S. Boccaletti. Inter-layer synchronization in non-identical multi-layer networks. *Scientific Reports*, 7(February):45475, 2017.
- [66] Josef Ludescher, Avi Gozolchiani, Mikhail I. Bogachev, Armin Bunde, Shlomo Havlin, and Hans Joachim Schellnhuber. Very early warning of next el niño. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, page 201323058, 2014.
- [67] Robert H MacArthur and Edward O Wilson. *The theory of island biogeography*, volume 1. Princeton university press, 2001.
- [68] Jan R. Magnus and Heinz Neudecker. *Matrix differential calculus with applications in statistics and econometrics*. Wiley, Weinheim, 2019.
- [69] Naoki Masuda and Kazuyuki Aihara. Spatial prisoner’s dilemma optimally played in small-world networks. *Physics Letters A*, 313(1):55 – 61, 2003.
- [70] Robert M. May. Will a large complex system be stable? *Nature*, 238:413–, August 1972.
- [71] Robert M. May, Sebastian Bohoeffer, and Martin A. Nowak. Spatial games and evolution of cooperation. In Federico Morán, Alvaro Moreno, Juan Julián Merelo, and Pablo Chacón, editors, *Advances in Artificial Life*, pages 747–759, Berlin, Heidelberg, 1995. Springer Berlin Heidelberg.
- [72] Kevin McCann, Alan Hastings, and Gary R. Huxel. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395:794–, October 1998.
- [73] Kevin Shear McCann. The diversity–stability debate. *Nature*, 405:229–233, 2000.
- [74] Russell Merris. Laplacian graph eigenvectors. *Linear Algebra and its Applications*, 278(1-3):221–236, 1998.
- [75] Bojan Mohar. The Laplacian Spectrum of Graphs. *Graph Theory, Combinatorics, and Applications*, Vol. 2, 2:871–898., 1991.
- [76] A Mougi and M Kondoh. Food-web complexity, meta-community complexity and community stability. *Scientific reports*, 6(April):24478, 2016.

-
- [77] Rachata Muneeppeerakul, Enrico Bertuzzo, Heather J Lynch, William F Fagan, Andrea Rinaldo, and Ignacio Rodriguez-Iturbe. Neutral metacommunity models predict fish diversity patterns in mississippi-missouri basin. *Nature*, 453(7192):220, 2008.
- [78] Hiroya Nakao and Alexander S Mikhailov. Turing patterns in network-organized activator-inhibitor systems. *Nature Physics*, 6(7):544–550, 2010.
- [79] Ran Nathan, Wayne M. Getz, Eloy Revilla, Marcel Holyoak, Ronen Kadmon, David Saltz, and Peter E. Smouse. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(49):19052–19059, 2008.
- [80] Anje-Margriet Neutel, Johan A. P. Heesterbeek, and Peter C. de Ruiter. Stability in real food webs: Weak links in long loops. *Science*, 296(5570):1120–1123, 2002.
- [81] Mark E. W. Newman, Duncan J. Watts, and Lazlo Barabasi. *The Structure and Dynamics of Networks*. Princeton University Press, Princeton, 2006.
- [82] Y Nievergelt. The Concept of Elasticity in Economics. *Siam Review*, 25(2):261–265, 1983.
- [83] Amy Nyberg, Thilo Gross, and Kevin E. Bassler. Mesoscopic structures and the Laplacian spectra of random geometric graphs. *Journal of Complex Networks*, 3(4):543–551, 2014.
- [84] Amy Nyberg, Thilo Gross, and Kevin E. Bassler. Mesoscopic structures and the laplacian spectra of random geometric graphs. *Journal of Complex Networks*, 3(4):543–551, 2015.
- [85] Roni Parshani, Sergey V. Buldyrev, and Shlomo Havlin. Interdependent networks: Reducing the coupling strength leads to a change from a first to second order percolation transition. *Physical Review Letters*, 105(4), 2010.
- [86] T.R Parsons. The removal of marine predators by fisheries and the impact of trophic structure. *Marine Pollution Bulletin*, 25(1):51 – 53, 1992.
- [87] L M Pecora and T L Carroll. Master stability functions for synchronized coupled systems. *Physical Review Letters*, 80(10):2109–2112, 1998.
- [88] Arkady Pikovsky, Jürgen Kurths, and Michael Rosenblum. *Synchronization*. Cambridge University Press, Cambridge, 2001.
- [89] P. Pillai, A. Gonzalez, and M. Loreau. Metacommunity theory explains the emergence of food web complexity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(48):19293–19298, 2011.
- [90] Pradeep Pillai, Michel Loreau, and Andrew Gonzalez. A patch-dynamic framework for food web metacommunities. *Theoretical Ecology*, 3(4):223–237, 2010.
- [91] Shai Pilosof, Mason A. Porter, Mercedes Pascual, and Sonia Kéfi. The Multilayer Nature of Ecological Networks. *Nature Ecology and Evolution*, 1(March):1–9, 2015.
- [92] Shai Pilosof, Mason A. Porter, Mercedes Pascual, and Sonia Kéfi. The multilayer nature of ecological networks. *Nature Ecology & Evolution*, 1:0101–, March 2017.
- [93] Duccio Piovani, Jelena Grujić, and Henrik Jeldtoft Jensen. Linear stability theory as an early warning sign for transitions in high dimensional complex systems. *Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical*, 49(29):295102, 2016.
- [94] Sebastian J. Plitzko, Barbara Drossel, and Christian Guill. Complexity-stability relations in generalized food-web models with realistic parameters. *Journal of Theoretical Biology*, 306:7–14, 2012.
- [95] Gary A Polis, Robert D Holt, Bruce A Menge, and Kirk O Winemiller. Time, space, and life history: influences on food webs. In *Food webs*, pages 435–460. Springer, 1996.
- [96] David M. Post, M. Elizabeth Connors, and Debra S. Goldberg. Prey preference by a top predator and the stability of linked food chains. *Ecology*, 81(1):8–14, 2000.

-
- [97] William J. Ripple, James A. Estes, Robert L. Beschta, Christopher C. Wilmers, Euan G. Ritchie, Mark Hebblewhite, Joel Berger, Bodil Elmhagen, Mike Letnic, Michael P. Nelson, Oswald J. Schmitz, Douglas W. Smith, Arian D. Wallach, and Aaron J. Wirsing. Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science*, 343(6167), 2014.
- [98] Konstantin Ristl, Sebastian J. Plitzko, and Barbara Drossel. Complex response of a food-web module to symmetric and asymmetric migration between several patches. *Journal of Theoretical Biology*, 354:54–59, 2014.
- [99] Euan G. Ritchie and Christopher N. Johnson. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters*, 12(9):982–998, 2009.
- [100] Ignacio Rodriguez-Iturbe, Rachata Muneeppeerakul, Enrico Bertuzzo, Simon A Levin, and Andrea Rinaldo. River networks as ecological corridors: A complex systems perspective for integrating hydrologic, geomorphologic, and ecologic dynamics. *Water Resources Research*, 45(1), 2009.
- [101] Michael L Rosenzweig and Robert H MacArthur. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *The American Naturalist*, 97(895):209–223, 1963.
- [102] Marten Scheffer. *Critical transitions in nature and society*. Princeton University Press, Princeton, 2009.
- [103] Marten Scheffer, Stephen R. Carpenter, Timothy M. Lenton, Jordi Bascompte, William Brock, Vasilis Dakos, Johan van de Koppel, Ingrid A. van de Leemput, Simon A. Levin, Egbert H. van Nes, Mercedes Pascual, and John Vandermeer. Anticipating critical transitions. *Science*, 338(6105):344–348, 2012.
- [104] R. Sevilla-Escoboza, I. Sendiña-Nadal, I. Leyva, R. Gutiérrez, J. M. Buldú, and S. Boccaletti. Inter-layer synchronization in multiplex networks of identical layers. *Chaos*, 26(6):2–6, 2016.
- [105] Riddhi Singh, Julianne D. Quinn, Patrick M. Reed, and Klaus Keller. Skill (or lack thereof) of data-model fusion techniques to provide an early warning signal for an approaching tipping point. *PLoS One*, 13(2):e0191768, 2018.
- [106] H. Eugene Stanley. *An introduction to phase transitions and critical phenomena*. Oxford University Press, Oxford, 1987.
- [107] Anke Stein, Katharina Gerstner, and Holger Kreft. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 17(7):866–880, 2014.
- [108] Ralf Steuer, Jürgen Kurths, O. Fiehn, and W. Weckwerth. Observing and interpreting correlations in metabolomic networks. *Bioinformatics*, 19(8):1019–1026, 2003.
- [109] Adrian C. Stier, Jameal F. Samhouri, Mark Novak, Kristin N. Marshall, Eric J. Ward, Robert D. Holt, and Phillip S. Levin. Ecosystem context and historical contingency in apex predator recoveries. *Science Advances*, 2(5), 2016.
- [110] Gilbert Strang. *Linear algebra and its applications*. Academic Press, Cambridge, MA, 1976.
- [111] Gaku Takimoto, Tomoya Iwata, and Masashi Murakami. Timescale hierarchy determines the indirect effects of fluctuating subsidy inputs on in situ resources. *The American Naturalist*, 173(2):200–211, 2008.
- [112] Longkun Tang, Xiaoqun Wu, Jinhu Lü, Jun-an Lu, and Raissa M D'Souza. Master stability functions for multiplex networks. *arXiv preprint arXiv:1611.09110*, 2016.
- [113] Andrew D. Taylor. Metapopulations, dispersal, and predator-prey dynamics: An overview. *Ecology*, 71(2):429–433, 1990.
- [114] G. Tirabassi, J. Viebahn, V. Dakos, H.A. Dijkstra, C. Masoller, M. Rietkerk, and S.C. Dekker. Interaction network based early-warning indicators of vegetation transitions. *Ecological Complexity*, 19:148–157, 2014.
- [115] Masaki Tomochi. Defectors' niches: prisoner's dilemma game on disordered networks. *Social Networks*, 26(4):309 – 321, 2004.

-
- [116] Lloyd N. Trefethen and David Bau III. *Numerical linear algebra*. SIAM, Philadelphia, 1997.
- [117] Eric Tromeur, Lars Rudolf, and Thilo Gross. Impact of dispersal on the stability of metapopulations. *Journal of Theoretical Biology*, 392:1–11, 2016.
- [118] E. Tsahar, I. Izhaki, S. Lev-Yadun, and G. Bar-Oz. Distribution and extinction of ungulates during the holocene of the southern levant. *PLoS ONE*, 4(5):e5316, 2009.
- [119] A. M. Turing. The chemical basis of morphogenesis. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 237:37–72, 1952.
- [120] Nicolaas Godfried van Kampen. *Stochastic processes in physics and chemistry*. North Holland, Amsterdam, 2007.
- [121] F. Wegner. Inverse participation ratio in $2+\epsilon$ dimensions. *Zeitschrift für Physik B Condensed Matter*, 36(3):209–214, Sep 1980.
- [122] Richard J. Williams, Ananthi Anandanadesan, and Drew Purves. The probabilistic niche model reveals the niche structure and role of body size in a complex food web. *PLOS ONE*, 5(8):1–9, 08 2010.
- [123] Richard J Williams and Neo D Martinez. Simple rules yield complex foodwebs. *Nature*, 404(March):180–183, 2000.
- [124] Jamie R. Wood, Josep A. Alcover, Tim M. Blackburn, Pere Bover, Richard P. Duncan, Julian P. Hume, Julien Louys, Hanneke J.M. Meijer, Juan C. Rando, Janet M. Wilmshurst, and et al. Island extinctions: processes, patterns, and potential for ecosystem restoration. *Environmental Conservation*, 44(4):348–358, 2017.
- [125] Rosie Woodroffe and Joshua R. Ginsberg. Edge effects and the extinction of populations inside protected areas. *Science*, 280(5372):2126–2128, 1998.
- [126] J. D. Yeakel, J. W. Moore, P. R. Guimarães, and M. A M de Aguiar. Synchronisation and stability in river metapopulation networks. *Ecology Letters*, 17(3):273–283, 2014.
- [127] Justin D. Yeakel, Mathias M. Pires, Lars Rudolf, Nathaniel J. Dominy, Paul L. Koch, Paulo R. Guimarães, and Thilo Gross. Collapse of an ecological network in Ancient Egypt. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(40):14472–14477, 2014.
- [128] Justin D. Yeakel, Dirk Stiefs, Mark Novak, and Thilo Gross. Generalized modeling of ecological population dynamics. *Theoretical Ecology*, 4(2):179–194, 2011.
- [129] Xiyun Zhang, Stefano Boccaletti, Shuguang Guan, and Zonghua Liu. Explosive synchronization in adaptive and multilayer networks. *Physical Review Letters*, 114(3), 2015.

Wissenschaftlicher Werdegang

Hochschulwerdegang

Seit 2016	Doktorand in der AG Drossel, TU Darmstadt
2013 – 2016	M.Sc. Physik, TU Darmstadt
2009 – 2013	B.Sc. Physik, TU Darmstadt

Publikationen

- Barter, E., Brechtel, A., Drossel, B., & Gross, T. (2019). A closed form for Jacobian reconstruction from timeseries and its application as an early warning signal in network dynamics. *arXiv preprint arXiv:1910.09698*.
- Brechtel, A., Gross, T. & Drossel, B. Far-ranging generalist top predators enhance the stability of meta-foodwebs. *Scientific Reports* 9, 12268 (2019) doi:10.1038/s41598-019-48731-y
- Thiel, T., Brechtel, A., Brückner, A., Heethoff, M., & Drossel, B. (2019). The effect of reservoir-based chemical defense on predator-prey dynamics. *Theoretical Ecology*, 12(3), 365-378.
- Brechtel, A., Gramlich, P., Ritterskamp, D., Drossel, B., & Gross, T. (2018). Master stability functions reveal diffusion-driven pattern formation in networks. *Physical Review E*, 97(3), 032307.
- Pfaff, T., Brechtel, A., Drossel, B., & Guill, C. (2014). Single generation cycles and delayed feedback cycles are not separate phenomena. *Theoretical population biology*, 98, 38-47.

Lehrtätigkeit

SoSe 2016	Übungsleitung: <i>Theorie kondensierte Materie</i>
WiSe 2016/17	Betreuung von Studierenden im Seminar: <i>Reduktion und Emergenz in physikalischen Theorien</i>
SoSe 2017	Übungsleitung: <i>Theorie kondensierte Materie</i>
WiSe 2017/18	Betreuung von Studierenden im Seminar: <i>Reduktion und Emergenz in physikalischen Theorien</i>
WiSe 2018/19	Betreuung von Studierenden im Seminar: <i>Reduktion und Emergenz in physikalischen Theorien</i>
SoSe 2019	Übungsleitung: <i>Einführung in die theoretische Physik</i>
WiSe 2019/20	Betreuung von Studierenden im Seminar: <i>Reduktion und Emergenz in physikalischen Theorien</i>
2019 – 2020	Betreuung der Bachelorarbeit von Mounir El Carrouchi
2019	Betreuung der Bachelorarbeit von Tim Jäger
2018	Betreuung der Bachelorarbeit von Konstantin Schatalow
2017 – 2018	Betreuung der Masterarbeit von Alexander Krauß
2016 – 2017	Betreuung der Bachelorarbeit von Jacob Leck

Danksagung

Als erstes möchte ich meiner Doktormutter dafür danken, dass sie es mir ermöglicht hat zu promovieren und letztendlich diese Arbeit zu schreiben. Die Betreuung und die Arbeitsbedingungen im Laufe der letzten Jahre waren wirklich hervorragend. Das ist keine Selbstverständlichkeit. Vielen Dank dafür.

Außerdem möchte ich Thilo Gross danken, der sich nicht nur als Zweitgutachter für diese Arbeit zur Verfügung gestellt hat, sondern im Rahmen der letzten Jahren immer wieder mit seiner Expertise zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen hat.

Ich danke allen Koautoren meiner Publikationen, die in meiner Zeit als Doktorand und auch davor entstanden sind für die produktive Zusammenarbeit:

Barbara Drossel, Thilo Gross, Philipp Gramlich, Daniel Ritterskamp, Edmund Barter,
Tatjana Thiel, Adrian Brückner, Michael Heethoff, Thorsten Pfaff und Christian Guill

Ich danke den Mitgliedern der AG für die gute Arbeitsatmosphäre.

Philipp, ich denke gerne an unsere Zeit im fetten Büro zurück. Wir haben uns mit geballter Masse und überdurchschnittlichen BMI der generalisierten Methode entgegengestellt.

Tatjana, ich fand es sehr cool mit dir an dem Milbenprojekt zu arbeiten, auch wenn es dieses nicht in die Arbeit geschafft hat. Du hast sehr zum guten Arbeitsklima beigetragen.

Bernd, ohne dich hätte ich niemals geschafft über 5 Klimmzüge hinauszukommen. Ich fand die zahlreichen Diskussionen, die wir geführt haben wirklich spannend.

Lara, ich danke dir dafür, dass du verrückt genug warst, den Triathlon mit mir zu absolvieren. Ohne dich könnte ich wahrscheinlich noch immer nicht Kraulen, also so gut wie ich es jetzt eben kann. Ich danke dir für die schöne Zeit. Ich habe das wirklich sehr geschätzt.

Jomax, ich danke dir dafür, dass ich in deiner Warhammer Runde mitspielen durfte und dass du immer spannende Abenteuer für uns vorbereitet hast. Viel wichtiger ist aber, dass du immer ein Auge für deine Mitmenschen hast. Du hast dich in einer für mich wirklich sehr schweren Zeit immer wieder um mich bemüht. Das ist sehr viel Wert.

Michaela, du warst in den letzten Jahren immer eine tolle Kollegin und ich habe mich immer auf unsere Snobst-Pausen gefreut. Es hat mir sehr geholfen, dass wir uns teilweise gegenseitig durch die Arbeit gezogen und gegenseitig motiviert haben.

Tobi, du hast in den verschiedensten Diskussionen immer wieder deine mathematische Expertise eingebracht.

Alex, du warst ein super Masterstudent. Wir sollten mal wieder einen Kaffee zusammen trinken.

Mark, ich bin froh, dass wir zusammen die TKM Übung betreut haben. Und die Bierpausen waren echt nicht schlecht.

Isabella, du warst für mich immer die gute Seele der Arbeitsgruppe.

Johannes, irgendjemand musste ja die bayrische Flagge hochhalten.

Julian, du warst wirklich ein sehr angenehmer Tischnachbar.

Elvira, du warst nicht nur eine sehr nette Bürokollegin, sondern auch berüchtigt dafür Unmengen an Essen zu verschiedenen Anlässen bereit zu stellen.

Kay-Ro, auch du warst ein guter Bürokollege. Du hast dich immer brav den Theo 0 Aufgaben gestellt, mit denen ich dich belästigt habe. Wir sollten auch mal wieder ne Runde Rennrad fahren.

Ich danke den Korrekturlesern meiner Arbeit für ihre unschätzbare Hilfe. Ohne eure Mithilfe, die ihr mir bereitwillig angeboten habt noch bevor ich fragen konnte, wäre diese Arbeit von Tippfehlern und falsch gesetzten Kommas durchzogen:

Udo Brechtel, Bianca Spieß, Carsten Schmidt, Philipp Gramlich, Fabian Schrammel und Michaela Hamm

Papa Udo, du bist es ja schon eine Weile gewohnt meine Abschlussarbeiten zu korrigieren. Ich danke dir für deine Zuverlässigkeit und deine motivierte Hilfe.

Bianca, du warst über Weihnachten die schnellste. Das war sehr hilfreich. Du bist immer sehr zuverlässig und sehr um deine Freunde bemüht.

Carsten, du bist wirklich noch pingeliger was das setzten von mathematischen Ausdrücken angeht als ich. Das ist gut.

Und ganz ehrlich, ich muss auch dem Vergangenheits-Andreas danken, dass er mich bis hier hin geschleppt hat. Gerade durch meinen depressiven Zustand in den letzten drei Monaten war das nicht einfach. Und ich werde dem Zukunfts-Andreas danken, wenn er die Prüfung hinter sich gebracht hat. *Nachtrag:* Danke, ehemaliger Zukunfts- und mittlerweile schon wieder Vergangenheits-Andreas.

Zu guter Letzt möchte ich noch meinen Freunden und meiner Familie danken. Ich kann mich immer auf euch verlassen. Ohne euch wäre vermutlich niemals so weit gekommen. Danke dafür.

Insbesondere danke ich meine Eltern Juliane und Udo dafür, dass sie es mit letztendlich ermöglicht haben zu studieren. Ihr habt mir in der Zeit vor der Prüfung wirklich sehr viel abgenommen und mich entlastet. Und Mama, nochmal explizit danke dafür, dass du dich um das Essen für die Feier gekümmert hast.

Ich danke meinem Bruder Markus für die technische Unterstützung während der Prüfung und dafür, dass du in den letzten Monaten immer wieder auf mich geachtet hast.

Außerdem danke ich Daniel. Du warst mir schon immer ein sehr guter Freund, auf den ich mich immer verlassen konnte. Das hast du gerade in der letzten Zeit wieder unter Beweis gestellt.

Es gibt so viel mehr Menschen, die ich hier aufzählen müsste, aber das würde leider den Rahmen sprengen. Ich bin wirklich sehr dankbar für alle die Menschen, die mich in den letzten Jahren begleitet haben.

Und jetzt, da ich hier fertig bin, starte ich nun endlich richtig in das neue Jahrzehnt!

Teil VII.

Anhang

A. Zwei global gekoppelte Meta-Nahrungsnetze

In diesem Kapitel wird der in Teil IV dieser Arbeit vorgestellte Master-Stability-Funktions-Ansatz für Systeme mit globalen Spezies auf Systeme erweitert, die aus zwei global gekoppelten Meta-Nahrungsnetzen bestehen.

Wir betrachten ein System, das aus zwei gekoppelten räumlichen Netzen besteht, in die wiederum lokal Nahrungsnetze eingebettet sind. Jedes dieser räumlichen Netze repräsentiert ein zusammenhängendes Gebiet. Die lokalen Nahrungsnetze beider räumlichen Netze können sich dabei unterscheiden, wobei jedes Habitat in einem der Gebiete über das gleiche lokale Netz verfügt. Die Populationen der verschiedenen Spezies werden, je nach dem in welchem der Netze sie liegen als X_i^k beziehungsweise Y_i^k bezeichnet. Dabei steht der untere Index i für die Spezies und der obere Index k für das Habitat. Die Dynamik dieses System wird durch die folgenden Gleichungen beschrieben:

$$\dot{X}_i^k = F_{X_i^k}(\mathbf{X}^k) + \sum_m A_X^{km} C_{X_i^k X_m^m}(\mathbf{X}^k, \mathbf{X}^m) + G_{X_i^k}(\mathbf{Y}, \mathbf{X}) + \sum_{Y_m^n} A_{Y_m X_i} D_{Y_m X_i^k}(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) + \sum_{X_m^n} A_{X_m X_i} D_{X_m X_i^k}(\mathbf{X}, \mathbf{Y}), \quad (\text{A.1})$$

$$\dot{Y}_i^k = F_{Y_i^k}(\mathbf{Y}^k) + \sum_m A_Y^{km} C_{Y_i^k Y_m^m}(\mathbf{Y}^k, \mathbf{Y}^m) + G_{Y_i^k}(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) + \sum_{X_m^n} A_{X_m Y_i} D_{X_m Y_i^k}(\mathbf{Y}, \mathbf{X}) + \sum_{Y_m^n} A_{Y_m Y_i} D_{Y_m Y_i^k}(\mathbf{Y}, \mathbf{X}). \quad (\text{A.2})$$

Die Funktionen F beschreiben die lokale Dynamik, die auf ein Habitat beschränkt ist. Die Funktionen C beschreiben die Kopplung zwischen zwei benachbarten Habitaten in den räumlichen Netzen durch Dispersion, dabei sind A_X und A_Y die Adjazenzmatrizen der räumlichen Netze. G sind die funktionellen Antworten global agierender Räuber, welche nicht nur im eigenen Habitat jagen, sondern auch in beliebigen Habitaten aus beiden räumlichen Netzen. Die Funktionen D tragen den Verlusten durch globale Bejagung Rechnung. A_{XX} , A_{XY} , A_{YX} und A_{YY} sind die Adjazenzmatrizen der globalen Jagdbeziehungen in und zwischen den verschiedenen räumlichen Netzen. Die Kopplung durch Dispersion zwischen zwei Habitaten soll symmetrisch sein:

$$C_{X_i^k X_l^l}(\mathbf{X}^k, \mathbf{X}^l) = E_{X_i^k X_l^l}(\mathbf{X}^k, \mathbf{X}^l) - E_{X_l^l X_i^k}(\mathbf{X}^l, \mathbf{X}^k) = -C_{X_l^l X_i^k}(\mathbf{X}^l, \mathbf{X}^k), \quad (\text{A.3})$$

$$C_{Y_i^k Y_l^l}(\mathbf{Y}^k, \mathbf{Y}^l) = E_{Y_i^k Y_l^l}(\mathbf{Y}^k, \mathbf{Y}^l) - E_{Y_l^l Y_i^k}(\mathbf{Y}^l, \mathbf{Y}^k) = -C_{Y_l^l Y_i^k}(\mathbf{Y}^l, \mathbf{Y}^k). \quad (\text{A.4})$$

Die Funktionen $E_{X_i^k X_l^l}$ beziehungsweise $E_{Y_i^k Y_l^l}$ beschreiben dabei die Ausbreitung von Habitat l nach Habitat k . Wir führen die für einen globalen Räuber insgesamt verfügbare Beutebiomasse ein, die in beiden räumlichen Netzen vorhanden ist:

$$T_{X_i^k}(\mathbf{Y}, \mathbf{X}) = \sum_{X_m^n} R_{X_i^k X_m^n}(X_m^n) + \sum_{Y_m^n} R_{X_i^k Y_m^n}(Y_m^n), \quad (\text{A.5})$$

$$T_{Y_i^k}(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) = \sum_{Y_m^n} R_{Y_i^k Y_m^n}(Y_m^n) + \sum_{X_m^n} R_{Y_i^k X_m^n}(X_m^n). \quad (\text{A.6})$$

Wir nehmen an, dass die funktionelle Antwort der globalen Räuber nur von der insgesamt verfügbaren Biomasse und somit nicht direkt von den einzelnen Beutepopulationen abhängt:

$$G_{X_i^k}(\mathbf{Y}, \mathbf{X}) = G_{X_i^k}(T_{X_i^k}(\mathbf{Y}, \mathbf{X}), X_i^k), \quad (\text{A.7})$$

$$G_{Y_i^k}(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) = G_{Y_i^k}(T_{Y_i^k}(\mathbf{X}, \mathbf{Y}), Y_i^k). \quad (\text{A.8})$$

Die Verluste durch globale Predation sollen sowohl von der global verfügbaren Beutebiomasse des Jägers als auch von der Räuber- und Beutepopulation abhängen:

$$D_{Y_j^l X_i^k}(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) = D_{Y_j^l X_i^k}(T_{Y_j^l}, Y_j^l, X_i^k), \quad (\text{A.9})$$

$$D_{X_j^l X_i^k}(\mathbf{X}, \mathbf{Y}) = D_{X_j^l X_i^k}(T_{X_j^l}, X_j^l, X_i^k), \quad (\text{A.10})$$

$$D_{X_j^l Y_i^k}(\mathbf{Y}, \mathbf{X}) = D_{X_j^l Y_i^k}(T_{X_j^l}, X_j^l, Y_i^k), \quad (\text{A.11})$$

$$D_{Y_j^l Y_i^k}(\mathbf{Y}, \mathbf{X}) = D_{Y_j^l Y_i^k}(T_{Y_j^l}, Y_j^l, Y_i^k). \quad (\text{A.12})$$

Mit diesen Annahmen können wir die Gleichungen für die Dynamik des Systems umschreiben:

$$\dot{X}_i^k = F_{X_i^k}(\mathbf{X}^k) + \sum_l A_{kl}^X C_{X_i}(\mathbf{X}^k, \mathbf{X}^l) + G_{X_i^k}(T_{X_i^k}, X_i^k) + \sum_{Y_j^l} A_{Y_j X_i} D_{Y_j^l X_i^k}(T_{Y_j^l}, Y_j^l, X_i^k) + \sum_{X_j^l} A_{X_j X_i} D_{X_j^l X_i^k}(T_{X_j^l}, X_j^l, X_i^k), \quad (\text{A.13})$$

$$\dot{Y}_i^k = F_{Y_i^k}(\mathbf{Y}^k) + \sum_l A_{kl}^Y C_{Y_i}(\mathbf{Y}^k, \mathbf{Y}^l) + G_{Y_i^k}(T_{Y_i^k}, Y_i^k) + \sum_{X_j^l} A_{X_j Y_i} D_{X_j^l Y_i^k}(T_{X_j^l}, X_j^l, Y_i^k) + \sum_{Y_j^l} A_{Y_j Y_i} D_{Y_j^l Y_i^k}(T_{Y_j^l}, Y_j^l, Y_i^k). \quad (\text{A.14})$$

Um die Stabilität des Systems mit Hilfe der lineare Stabilitätsanalyse zu untersuchen, benötigen wir die Jacobi-Matrix. Diese können wir als Blockmatrix schreiben:

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} \mathbf{J}_X & \mathbf{J}_{XY} \\ \mathbf{J}_{YX} & \mathbf{J}_Y \end{pmatrix}. \quad (\text{A.15})$$

Die Matrizen \mathbf{J}_X und \mathbf{J}_Y enthalten die internen Abhängigkeiten der beiden Gebiete. Dagegen enthalten die Matrizen \mathbf{J}_{XY} und \mathbf{J}_{YX} die Kreuzabhängigkeiten, die ein Gebiet auf das andere hat. Die diagonalen Blöcke der Jacobi-Matrix sind gegeben durch

$$(J_X)_{ij}^{kl} = \frac{d\dot{X}_i^k}{dX_j^l} = \frac{dF_{X_i^k}(\mathbf{X}^k)}{dX_i^l} + \sum_n A_X^{kn} \frac{dC_{X_i^k X_i^n}(\mathbf{X}^k, \mathbf{X}^n)}{dX_j^l} + \frac{dG_{X_i^k}(T_{X_i^k}, X_i^k)}{dX_i^l} + \sum_{Y_m^n} A_{Y_m X_i} \frac{dD_{Y_m^n X_i^k}(T_{Y_m^n}, Y_m^n, X_i^k)}{dX_j^l} + \sum_{X_m^n} A_{X_m X_i} \frac{dD_{X_m^n X_i^k}(T_{X_m^n}, X_m^n, X_i^k)}{dX_j^l} \quad (\text{A.16})$$

und

$$(J_Y)_{ij}^{kl} = \frac{d\dot{Y}_i^k}{dY_j^l} = \frac{dF_{Y_i^k}(\mathbf{Y}^k)}{dY_i^l} + \sum_n A_Y^{kn} \frac{dC_{Y_i^k Y_i^n}(\mathbf{Y}^k, \mathbf{Y}^n)}{dY_j^l} + \frac{dG_{Y_i^k}(T_{Y_i^k}, Y_i^k)}{dY_i^l} + \sum_{X_m^n} A_{X_m Y_i} \frac{dD_{X_m^n Y_i^k}(T_{X_m^n}, X_m^n, Y_i^k)}{dY_j^l} + \sum_{Y_m^n} A_{Y_m Y_i} \frac{dD_{Y_m^n Y_i^k}(T_{Y_m^n}, Y_m^n, Y_i^k)}{dY_j^l}. \quad (\text{A.17})$$

Die nicht-diagonalen Blöcke sind gegeben durch

$$(J_{XY})_{ij}^{kl} = \frac{d\dot{X}_i^k}{dY_j^l} = \frac{dG_{X_i^k}(T_{X_i^k}, X_i^k)}{dY_j^l} + \sum_{Y_m^n} A_{Y_m X_i} \frac{dD_{Y_m^n X_i^k}(T_{Y_m^n}, Y_m^n, X_i^k)}{dY_j^l} + \sum_{X_m^n} A_{X_m X_i} \frac{dD_{X_m^n X_i^k}(T_{X_m^n}, X_m^n, X_i^k)}{dY_j^l} \quad (\text{A.18})$$

und

$$(J_{YX})_{ij}^{kl} = \frac{d\dot{Y}_i^k}{dX_j^l} = \frac{dG_{Y_i^k}(T_{Y_i^k}, Y_i^k)}{dX_j^l} + \sum_{X_m^n} A_{X_m Y_i} \frac{dD_{X_m^n Y_i^k}(T_{X_m^n}, X_m^n, Y_i^k)}{dX_j^l} + \sum_{Y_m^n} A_{Y_m Y_i} \frac{dD_{Y_m^n Y_i^k}(T_{Y_m^n}, Y_m^n, Y_i^k)}{dX_j^l}. \quad (\text{A.19})$$

Da sich die Form der Gleichungen nicht ändert, wenn man X und Y vertauscht, führen wir die Rechnung ab hier exemplarisch nur für \mathbf{J}_X und \mathbf{J}_{YX} durch.

An dieser Stelle führen wir einige Parameter ein, die für die verschiedenen Ableitungen stehen:

$$\Phi_{X_i^k X_j^k} = \frac{\partial F_{X_i^k}}{\partial X_j^k}, \quad \Omega_{X_j^k X_i^l} = \frac{\partial C_{X_i^k X_i^l}}{\partial X_j^k} = -\frac{\partial C_{X_i^l X_i^k}}{\partial X_j^k}, \quad (\text{A.20})$$

$$\Gamma_{X_i^k} = \frac{\partial G_{X_i^k}(T_{X_i^k}, X_i^k)}{\partial T_{X_i^k}}, \quad \Psi_{X_i^k} = \frac{\partial G_{X_i^k}(T_{X_i^k}, X_i^k)}{\partial X_i^k}, \quad (\text{A.21})$$

$$\Lambda_{X_i^k X_j^l} = \frac{\partial T_{X_i^k}}{\partial X_j^l} = \frac{\partial R_{X_i^k X_j^l}}{\partial X_j^l}, \quad \Delta_{X_m^k X_i^k} = \frac{\partial D_{X_m^k X_i^k}(T_{X_m^k}, X_m^k, X_i^k)}{\partial T_{X_m^k}}, \quad (\text{A.22})$$

$$\Theta_{X_m^k X_i^k} = \frac{\partial D_{X_m^k X_i^k}(T_{X_m^k}, X_m^k, X_i^k)}{\partial X_m^k}, \quad \Xi_{X_m^k X_i^k} = \frac{\partial D_{X_m^k X_i^k}(T_{X_m^k}, X_m^k, X_i^k)}{\partial X_i^k}. \quad (\text{A.23})$$

Mit Hilfe dieser Abkürzungen können wir die Ableitungen der verschiedenen Terme angeben. Die Ableitungen der lokalen Dynamik ist in Matrixform gegeben als:

$$\frac{dF_{X^k}}{dX^k} = \begin{pmatrix} \ddots & & & & \\ \dots & \frac{dF_{X_i^k}}{dX_i^k} & \dots & \frac{dF_{X_j^k}}{dX_j^k} & \dots \\ & \vdots & \ddots & \vdots & \\ \dots & \frac{dF_{X_j^k}}{dX_i^k} & \dots & \frac{dF_{X_i^k}}{dX_j^k} & \dots \\ & & & \ddots & \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \ddots & & & & \\ \dots & \Phi_{X_i^k X_i^k} & \dots & \Phi_{X_i^k X_j^k} & \dots \\ & \vdots & \ddots & \vdots & \\ \dots & \Phi_{X_j^k X_i^k} & \dots & \Phi_{X_j^k X_j^k} & \dots \\ & & & \ddots & \end{pmatrix}. \quad (\text{A.24})$$

Ebenso lassen sich die Abhängigkeiten der Kopplung durch Dispersion als Matrizen schreiben:

$$\frac{dC_{X^k X^l}}{dX^k} = \begin{pmatrix} \ddots & & & & \\ \dots & \frac{dC_{X_i^k X_i^l}}{dX_i^k} & \dots & \frac{dC_{X_i^k X_j^l}}{dX_j^k} & \dots \\ & \vdots & \ddots & \vdots & \\ \dots & \frac{dC_{X_j^k X_i^l}}{dX_i^k} & \dots & \frac{dC_{X_j^k X_j^l}}{dX_j^k} & \dots \\ & & & \ddots & \end{pmatrix} = -\frac{dC_{X^l X^k}}{dX^k}. \quad (\text{A.25})$$

Die Ableitungen der funktionellen Antworten sind gegeben durch:

$$\frac{\partial G_{X_i^k}}{\partial X_j^l} = \frac{\partial G_{X_i^k}}{\partial T_{X_i^k}} \frac{\partial T_{X_i^k}}{\partial X_j^l} + \frac{\partial G_{X_i^k}}{\partial X_i^k} \frac{\partial X_i^k}{\partial X_j^l} = \Gamma_{X_i^k} \Lambda_{X_i^k X_j^l} + \Psi_{X_i^k} \delta_{ij} \delta^{kl}. \quad (\text{A.26})$$

Die Verlustterme für die Jagd aus dem Nachbargebiet haben die Ableitungen

$$\frac{dD_{Y_m^k X_i^k}}{dX_j^l} = \frac{\partial D_{Y_m^k X_i^k}}{\partial T_{Y_m^k}} \frac{dT_{Y_m^k}}{dX_j^l} + \frac{\partial D_{Y_m^k X_i^k}}{\partial X_i^k} \delta_{ij} \delta^{kl} = \Delta_{Y_m^k X_i^k} \Lambda_{Y_m^k X_j^l} + \Xi_{Y_m^k X_i^k} \delta_{ij} \delta^{kl} \quad (\text{A.27})$$

und die Verluste aus dem Gebiet selbst haben die Ableitungen

$$\frac{dD_{X_m^k X_i^k}}{dX_j^l} = \frac{\partial D_{X_m^k X_i^k}}{\partial T_{X_m^k}} \frac{dT_{X_m^k}}{dX_j^l} + \frac{\partial D_{X_m^k X_i^k}}{\partial X_m^k} \delta_{jm} \delta^{ln} + \frac{\partial D_{X_m^k X_i^k}}{\partial X_i^k} \delta_{ij} \delta^{kl} = \Delta_{X_m^k X_i^k} \Lambda_{X_m^k X_j^l} + \Theta_{X_m^k X_i^k} \delta_{jm} \delta^{ln} + \Xi_{X_m^k X_i^k} \delta_{ij} \delta^{kl}. \quad (\text{A.28})$$

Auch diese Ableitungen lassen sich in Form von Matrizen darstellen:

$$\frac{dG_{X^k}}{dX^l} = \begin{pmatrix} \ddots & & & \\ \cdots & \frac{dG_{X_i^k}}{dX_i^l} & \cdots & \frac{dG_{X_j^k}}{dX_j^l} & \cdots \\ & \vdots & \ddots & \vdots & \\ \cdots & \frac{dG_{X_j^k}}{dX_i^l} & \cdots & \frac{dG_{X_j^k}}{dX_j^l} & \cdots \\ & & & & \ddots \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \ddots & & & \\ \cdots & \Gamma_{X_i^k} \Lambda_{X_i^k X_i^l} + \Psi_{X_i^k} \delta^{kl} & \cdots & \Gamma_{X_i^k} \Lambda_{X_i^k X_j^l} & \cdots \\ & \vdots & \ddots & \vdots & \\ \cdots & \Gamma_{X_j^k} \Lambda_{X_j^k X_i^l} & \cdots & \Gamma_{X_j^k} \Lambda_{X_j^k X_j^l} + \Psi_{X_j^k} \delta^{kl} & \cdots \\ & & & & \ddots \end{pmatrix}, \quad (\text{A.29})$$

$$\begin{aligned} \frac{dD_{Y_m^k X^k}}{dX^l} &= \begin{pmatrix} \ddots & & & \\ \cdots & \frac{dD_{Y_m^k X_i^k}}{dX_i^l} & \cdots & \frac{dD_{Y_m^k X_j^k}}{dX_j^l} & \cdots \\ & \vdots & \ddots & \vdots & \\ \cdots & \frac{dD_{Y_m^k X_j^k}}{dX_i^l} & \cdots & \frac{dD_{Y_m^k X_j^k}}{dX_j^l} & \cdots \\ & & & & \ddots \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} \ddots & & & \\ \cdots & \Delta_{Y_m^k X_i^k} \Lambda_{Y_m^k X_i^l} + \Xi_{Y_m^k X_i^k} \delta^{kl} & \cdots & \Delta_{Y_m^k X_i^k} \Lambda_{Y_m^k X_j^l} & \cdots \\ & \vdots & \ddots & \vdots & \\ \cdots & \Delta_{Y_m^k X_j^k} \Lambda_{Y_m^k X_i^l} & \cdots & \Delta_{Y_m^k X_j^k} \Lambda_{Y_m^k X_j^l} + \Xi_{Y_m^k X_j^k} \delta^{kl} & \cdots \\ & & & & \ddots \end{pmatrix}, \quad (\text{A.30}) \end{aligned}$$

$$\frac{dD_{X_m^k X^k}}{dX^l} = \begin{pmatrix} \ddots & & & \\ \cdots & \frac{dD_{X_m^k X_i^k}}{dX_i^l} & \cdots & \frac{dD_{X_m^k X_j^k}}{dX_j^l} & \cdots \\ & \vdots & \ddots & \vdots & \\ \cdots & \frac{dD_{X_m^k X_j^k}}{dX_i^l} & \cdots & \frac{dD_{X_m^k X_j^k}}{dX_j^l} & \cdots \\ & & & & \ddots \end{pmatrix} \quad (\text{A.31})$$

$$= \begin{pmatrix} \ddots & & & \\ \cdots & \Delta_{X_m^k X_i^k} \Lambda_{X_m^k X_i^l} + \Theta_{X_m^k X_i^k} \delta_{im} \delta^{ln} + \Xi_{X_m^k X_i^k} \delta^{kl} & \cdots & \Delta_{X_m^k X_i^k} \Lambda_{X_m^k X_j^l} + \Theta_{X_m^k X_i^k} \delta_{jm} \delta^{ln} & \cdots \\ & \vdots & \ddots & \vdots & \\ \cdots & \Delta_{X_m^k X_j^k} \Lambda_{X_m^k X_i^l} + \Theta_{X_m^k X_j^k} \delta_{im} \delta^{ln} & \cdots & \Delta_{X_m^k X_j^k} \Lambda_{X_m^k X_j^l} + \Theta_{X_m^k X_j^k} \delta_{jm} \delta^{ln} + \Xi_{X_m^k X_j^k} \delta^{kl} & \cdots \\ & & & & \ddots \end{pmatrix}. \quad (\text{A.32})$$

Auf diese Weise können wir die diagonalen Blöcke der Jacobi-Matrix auch wieder durch Blockmatrizen ausdrücken, indem wir die verschiedenen Matrizen addieren:

$$J_X = \begin{pmatrix} \ddots & & & & \\ \cdots & \frac{dF_{X^k}}{dX^k} + \sum_n A_X^{kn} \frac{dC_{X^k X^n}}{dX^k} & \cdots & -A_X^{lk} \frac{dC_{X^l X^k}}{dX^l} & \cdots \\ & \vdots & \ddots & \vdots & \\ \cdots & -A_X^{kl} \frac{dC_{X^k X^l}}{dX^k} & \cdots & \frac{dF_{X^l}}{dX^l} + \sum_n A_X^{ln} \frac{dC_{X^l X^n}}{dX^l} & \cdots \\ & & & \ddots & \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \ddots & & & & \\ \cdots & \frac{dG_{X^k}}{dX^k} & \cdots & \frac{dG_{X^k}}{dX^l} & \cdots \\ & \vdots & \ddots & \vdots & \\ \cdots & \frac{dG_{X^l}}{dX^k} & \cdots & \frac{dG_{X^l}}{dX^l} & \cdots \\ & & & \ddots & \end{pmatrix} \quad (\text{A.33})$$

$$+ \sum_{Y_m^n} \begin{pmatrix} \ddots & & & & \\ \cdots & \frac{dD_{Y_m^n X^k}}{dX^k} & \cdots & \frac{dD_{Y_m^n X^k}}{dX^l} & \cdots \\ & \vdots & \ddots & \vdots & \\ \cdots & \frac{dD_{Y_m^n X^l}}{dX^k} & \cdots & \frac{dD_{Y_m^n X^l}}{dX^l} & \cdots \\ & & & \ddots & \end{pmatrix} + \sum_{X_m^n} \begin{pmatrix} \ddots & & & & \\ \cdots & \frac{dD_{X_m^n X^k}}{dX^k} & \cdots & \frac{dD_{X_m^n X^k}}{dX^l} & \cdots \\ & \vdots & \ddots & \vdots & \\ \cdots & \frac{dD_{X_m^n X^l}}{dX^k} & \cdots & \frac{dD_{X_m^n X^l}}{dX^l} & \cdots \\ & & & \ddots & \end{pmatrix}. \quad (\text{A.34})$$

Um diese Darstellung zu vereinfachen, führen wir Symbole für die verschiedene Matrizen ein:

$$P_X^k = \begin{pmatrix} \ddots & & & & \\ \cdots & \Phi_{X_i^k X_i^k} & \cdots & \Phi_{X_i^k X_j^k} & \cdots \\ & \vdots & \ddots & \vdots & \\ \cdots & \Phi_{X_j^k X_i^k} & \cdots & \Phi_{X_j^k X_j^k} & \cdots \\ & & & \ddots & \end{pmatrix}, \quad (\text{A.35})$$

$$C_X^{kl} = A_X^{kl} \begin{pmatrix} \ddots & & & & \\ \cdots & \Omega_{X_i^k}^{X_i^k X_i^l} & \cdots & \Omega_{X_j^k}^{X_i^k X_i^l} & \cdots \\ & \vdots & \ddots & \vdots & \\ \cdots & \Omega_{X_i^k}^{X_j^k X_j^l} & \cdots & \Omega_{X_j^k}^{X_j^k X_j^l} & \cdots \\ & & & \ddots & \end{pmatrix} = -C_X^{lk}, \quad (\text{A.36})$$

$$\sum_{X_m^n} \begin{pmatrix} \ddots & & & & \\ \cdots & \Theta_{X_m^n X_i^k} \delta_{im} \delta^{ln} & \cdots & \Theta_{X_m^n X_i^k} \delta_{jm} \delta^{ln} & \cdots \\ & \vdots & \ddots & \vdots & \\ \cdots & \Theta_{X_m^n X_j^k} \delta_{im} \delta^{ln} & \cdots & \Theta_{X_m^n X_j^k} \delta_{jm} \delta^{ln} & \cdots \\ & & & \ddots & \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \ddots & & & & \\ \cdots & \Theta_{X_i^l X_i^k} & \cdots & \Theta_{X_j^l X_i^k} & \cdots \\ & \vdots & \ddots & \vdots & \\ \cdots & \Theta_{X_i^l X_j^k} & \cdots & \Theta_{X_j^l X_j^k} & \cdots \\ & & & \ddots & \end{pmatrix}, \quad (\text{A.37})$$

$k \neq l$:

$$O_X^{kl} = \begin{pmatrix} \ddots & & & & \\ \cdots & \Gamma_{X_i^k} \Lambda_{X_i^k X_i^l} + \Theta_{X_i^l X_i^k} & & \Gamma_{X_i^k} \Lambda_{X_i^k X_j^l} + \Theta_{X_j^l X_i^k} & \\ & + \sum_{Y_m^n} \Delta_{Y_m^n X_i^k} \Lambda_{Y_m^n X_i^l} & \cdots & + \sum_{Y_m^n} \Delta_{Y_m^n X_i^k} \Lambda_{Y_m^n X_j^l} & \cdots \\ & + \sum_{X_m^n} \Delta_{X_m^n X_i^k} \Lambda_{X_m^n X_i^l} & & + \sum_{X_m^n} \Delta_{X_m^n X_i^k} \Lambda_{X_m^n X_j^l} & \\ & \vdots & \ddots & \vdots & \\ \cdots & \Gamma_{X_j^k} \Lambda_{X_j^k X_i^l} + \Theta_{X_i^l X_j^k} & & \Gamma_{X_j^k} \Lambda_{X_j^k X_j^l} + \Theta_{X_j^l X_j^k} & \\ & + \sum_{Y_m^n} \Delta_{Y_m^n X_j^k} \Lambda_{Y_m^n X_i^l} & \cdots & + \sum_{Y_m^n} \Delta_{Y_m^n X_j^k} \Lambda_{Y_m^n X_j^l} & \cdots \\ & + \sum_{X_m^n} \Delta_{X_m^n X_j^k} \Lambda_{X_m^n X_i^l} & & + \sum_{X_m^n} \Delta_{X_m^n X_j^k} \Lambda_{X_m^n X_j^l} & \\ & & & & \ddots \end{pmatrix}, \quad (\text{A.38})$$

$k = l$:

$$O_X^{kk} = \begin{pmatrix} \ddots & & & & \\ \cdots & \Gamma_{X_i^k} \Lambda_{X_i^k X_i^k} + \Theta_{X_i^k X_i^k} & & \Gamma_{X_i^k} \Lambda_{X_i^k X_j^k} + \Theta_{X_j^k X_i^k} & \cdots \\ & + \sum_{Y_m^n} \left(\Delta_{Y_m^n X_i^k} \Lambda_{Y_m^n X_i^k} + \Xi_{Y_m^n X_i^k} \right) & \cdots & + \sum_{Y_m^n} \Delta_{Y_m^n X_i^k} \Lambda_{Y_m^n X_j^k} & \cdots \\ & + \sum_{X_m^n} \left(\Delta_{X_m^n X_i^k} \Lambda_{X_m^n X_i^k} + \Xi_{X_m^n X_i^k} \right) & & + \sum_{X_m^n} \Delta_{X_m^n X_i^k} \Lambda_{X_m^n X_j^k} & \\ & \vdots & \ddots & \vdots & \\ \cdots & \Gamma_{X_j^k} \Lambda_{X_j^k X_i^k} + \Theta_{X_i^k X_j^k} & & \Gamma_{X_j^k} \Lambda_{X_j^k X_j^k} + \Theta_{X_j^k X_j^k} & \\ & + \sum_{Y_m^n} \Delta_{Y_m^n X_j^k} \Lambda_{Y_m^n X_i^k} & \cdots & + \sum_{Y_m^n} \left(\Delta_{Y_m^n X_j^k} \Lambda_{Y_m^n X_j^k} + \Xi_{Y_m^n X_j^k} \right) & \cdots \\ & + \sum_{X_m^n} \Delta_{X_m^n X_j^k} \Lambda_{X_m^n X_i^k} & & + \sum_{X_m^n} \left(\Delta_{X_m^n X_j^k} \Lambda_{X_m^n X_j^k} + \Xi_{X_m^n X_j^k} \right) & \\ & & & & \ddots \end{pmatrix}, \quad (\text{A.39})$$

$$J_X = \begin{pmatrix} \ddots & & & & \\ \cdots & P_X^k + O_X^{kk} + \sum_n C_X^{kn} & \cdots & O_X^{lk} - C_X^{lk} & \cdots \\ & \vdots & \ddots & \vdots & \\ \cdots & O_X^{kl} - C_X^{kl} & \cdots & P_X^l + O_X^{ll} + \sum_n C_X^{ln} & \cdots \\ & & & & \ddots \end{pmatrix}, \quad (\text{A.40})$$

$$C_{YX}^{kl} = \begin{pmatrix} \ddots & & & \\ \cdots & \Gamma_{Y_i^k} \Lambda_{Y_i^k X_j^l} + \Theta_{X_j^l Y_i^k} & & \\ & + \sum_{X_m^n} \Delta_{X_m^n Y_i^k} \Lambda_{X_m^n X_j^l} & \cdots & \\ & + \sum_{Y_m^n} \Delta_{Y_m^n Y_i^k} \Lambda_{X_m^n X_j^l} & & \\ & & & \ddots \end{pmatrix}. \quad (\text{A.41})$$

A.1. Berechnung der Eigenwerte

Die diagonalen Blöcke der Jacobi-Matrix lassen sich mit den Einheitsmatrizen \mathbf{I}_N und $\mathbf{I}_{N'}$, den Laplace-Matrizen \mathbf{K}_X und \mathbf{L}_Y und den Matrizen \mathbf{N}_N und $\mathbf{N}_{N'}$ schreiben als:

$$\mathbf{J}_X = \mathbf{I}_N \otimes \mathbf{P}'_X - \mathbf{L}_X \otimes \mathbf{C}_X + \mathbf{N}_N \otimes \mathbf{O}_X, \quad (\text{A.42})$$

$$\mathbf{J}_Y = \mathbf{I}_{N'} \otimes \mathbf{P}'_Y - \mathbf{L}_Y \otimes \mathbf{C}_Y + \mathbf{N}_{N'} \otimes \mathbf{O}_Y, \quad (\text{A.43})$$

dabei gilt $\mathbf{P}'_X = \mathbf{P}_X + \mathbf{O}_X^{kk}$ und $\mathbf{P}'_Y = \mathbf{P}_Y + \mathbf{O}_Y^{kk}$, wobei sich entsprechend der Gleichungen (14.68) und (14.69) die Diagonalelemente von $\mathbf{O}_X = \mathbf{O}_X^{kl}$ und \mathbf{O}_X^{kk} beziehungsweise $\mathbf{O}_Y = \mathbf{O}_Y^{kl}$ und \mathbf{O}_Y^{kk} unterscheiden. Da die Matrizen \mathbf{L}_X und \mathbf{N}_N beziehungsweise \mathbf{L}_Y und $\mathbf{N}_{N'}$ kommutieren, gibt es gemeinsame Basen von Eigenvektoren:

$$\mathbf{L}_X = \kappa_X \mathbf{p}_X, \quad \mathbf{N}_N = \mu_X \mathbf{p}_X, \quad (\text{A.44})$$

$$\mathbf{L}_Y = \kappa_Y \mathbf{p}_Y, \quad \mathbf{N}_{N'} = \mu_Y \mathbf{p}_Y. \quad (\text{A.45})$$

Gegeben seien die reduzierten Eigenwertprobleme:

$$(\mathbf{P}'_X - \kappa_X \mathbf{C}_X + \mu_X \mathbf{O}_X) \cdot \mathbf{q}_X = \lambda_{\kappa_X \mu_X} \mathbf{q}_X, \quad (\text{A.46})$$

$$(\mathbf{P}'_Y - \kappa_Y \mathbf{C}_Y + \mu_Y \mathbf{O}_Y) \cdot \mathbf{q}_Y = \lambda_{\kappa_Y \mu_Y} \mathbf{q}_Y. \quad (\text{A.47})$$

Damit lassen sich die Eigenwertprobleme für die diagonalen Blöcke der Jacobi-Matrix, wie zuvor gezeigt, reduzieren:

$$\mathbf{J}_X \cdot \mathbf{v}_X = \mathbf{J}_X(\mathbf{p}_X \otimes \mathbf{q}_X) = \lambda_{\kappa_X \mu_X}(\mathbf{p}_X \otimes \mathbf{q}_X) = \lambda_{\kappa_X \mu_X} \mathbf{v}_X, \quad (\text{A.48})$$

$$\mathbf{J}_Y \cdot \mathbf{v}_Y = \mathbf{J}_Y(\mathbf{p}_Y \otimes \mathbf{q}_Y) = \lambda_{\kappa_Y \mu_Y}(\mathbf{p}_Y \otimes \mathbf{q}_Y) = \lambda_{\kappa_Y \mu_Y} \mathbf{v}_Y. \quad (\text{A.49})$$

Im Folgenden wird gezeigt, dass bestimmte Eigenwerte von \mathbf{J}_X auch Eigenwerte von \mathbf{J} sind. Sei \mathbf{v} ein Eigenvektor zum Eigenwert $\lambda_{\kappa_X \mu_X}$ von \mathbf{J}_X , dann gilt:

$$\begin{pmatrix} \mathbf{J}_X & \mathbf{J}_{XY} \\ \mathbf{J}_{YX} & \mathbf{J}_Y \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} \mathbf{v}_X \\ \mathbf{0}_{N'} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathbf{J}_X \cdot \mathbf{v}_X \\ \mathbf{J}_{YX} \cdot \mathbf{v}_X \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \lambda_{\kappa_X \mu_X} \mathbf{v}_X \\ \mathbf{J}_{YX} \cdot \mathbf{v}_X \end{pmatrix}, \quad (\text{A.50})$$

wobei $\mathbf{0}_{N'}$ der N' -dimensionale Nullvektor ist. Damit es sich bei dem konstruierten Vektor $(\mathbf{v}_X, \mathbf{0}_{N'}^T)^T$ um einen Eigenvektor handelt, muss

$$\mathbf{J}_{YX} \cdot \mathbf{v}_X \stackrel{!}{=} \mathbf{0}_{N'} \quad (\text{A.51})$$

gelten. Für den entsprechenden Block \mathbf{J}_{YX} der Jacobi-Matrix gilt:

$$\mathbf{J}_{YX} = \begin{pmatrix} 1 & \cdots & 1 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 1 & \cdots & 1 \end{pmatrix}_{N' \times N} \otimes \mathbf{C}_{YX}. \quad (\text{A.52})$$

Damit folgt also:

$$\begin{aligned} \mathbf{J}_{YX} \cdot \mathbf{v}_X &= \left[\begin{pmatrix} 1 & \cdots & 1 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 1 & \cdots & 1 \end{pmatrix}_{N' \times N} \otimes \mathbf{C}_{YX} \right] \cdot (\mathbf{p}_X \otimes \mathbf{q}_X) \\ &= \begin{pmatrix} 1 & \cdots & 1 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 1 & \cdots & 1 \end{pmatrix}_{N' \times N} \cdot \mathbf{p}_X \otimes \mathbf{C}_{YX} \cdot \mathbf{q}_X. \end{aligned} \quad (\text{A.53})$$

Es reicht also zu zeigen, dass

$$\begin{pmatrix} 1 & \cdots & 1 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 1 & \cdots & 1 \end{pmatrix}_{N' \times N'} \cdot \mathbf{p}_X \stackrel{!}{=} \mathbf{0}_{N'} \quad (\text{A.54})$$

gilt. Aus Kapitel 14.2 wissen wir, wenn $\kappa_X \neq 0$ oder $\mu_X = -1$ gegeben ist, dann gilt:

$$(1, \dots, 1) \cdot \mathbf{p}_X = 0. \quad (\text{A.55})$$

Für diese Eigenvektoren ist die Bedingung also erfüllt.

Die Eigenwerte mit $\kappa_X \neq 0$ und die Eigenwerte mit $\mu_X = -1$, die mit Gleichung (14.79) für \mathbf{J}_X bestimmt wurden, sind somit auch Eigenwerte von \mathbf{J} . Dies gilt entsprechend auch für die Eigenwerte von \mathbf{J}_Y mit $\kappa_Y \neq 0$ oder $\mu_Y = -1$, da sich die Gleichungen für die X und Y Populationen prinzipiell nicht unterscheiden.

Um die verbleibenden Eigenwerte zu berechnen, werden Eigenvektoren der Form

$$\mathbf{v} = \begin{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}_N \otimes \mathbf{q}_X \\ \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}_{N'} \otimes \mathbf{q}_Y \end{pmatrix} \quad (\text{A.56})$$

angesetzt. Multipliziert man diesen mit der Jacobi-Matrix, so erhält man:

$$\begin{pmatrix} \mathbf{I} \otimes \mathbf{P}'_X - \mathbf{L}_X \otimes \mathbf{C}_X + \mathbf{N}_N \otimes \mathbf{O}_X & \begin{pmatrix} 1 & \cdots & 1 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 1 & \cdots & 1 \end{pmatrix}_{N \times N'} \otimes \mathbf{C}_{XY} \\ \begin{pmatrix} 1 & \cdots & 1 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 1 & \cdots & 1 \end{pmatrix}_{N' \times N} \otimes \mathbf{C}_{YX} & \mathbf{I} \otimes \mathbf{P}'_Y - \mathbf{L}_Y \otimes \mathbf{C}_Y + \mathbf{N}_{N'} \otimes \mathbf{O}_Y \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}_N \otimes \mathbf{q}_X \\ \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}_{N'} \otimes \mathbf{q}_Y \end{pmatrix} = \lambda \begin{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}_N \otimes \mathbf{q}_X \\ \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}_{N'} \otimes \mathbf{q}_Y \end{pmatrix} \quad (\text{A.57})$$

$$= \begin{pmatrix} \mathbf{I}_N \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}_N \otimes \mathbf{P}'_X \cdot \mathbf{q}_X - \mathbf{L}_X \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}_N \otimes \mathbf{C}_X \cdot \mathbf{q}_X + \mathbf{N}_N \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}_N \otimes \mathbf{O}_X \cdot \mathbf{q}_X + \begin{pmatrix} 1 & \cdots & 1 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 1 & \cdots & 1 \end{pmatrix}_{N \times N'} \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}_{N'} \otimes \mathbf{C}_{XY} \cdot \mathbf{q}_Y \\ \begin{pmatrix} 1 & \cdots & 1 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 1 & \cdots & 1 \end{pmatrix}_{N' \times N} \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}_N \otimes \mathbf{C}_{YX} \cdot \mathbf{q}_X + \mathbf{I}_{N'} \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}_{N'} \otimes \mathbf{P}'_Y \cdot \mathbf{q}_Y - \mathbf{L}_Y \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}_{N'} \otimes \mathbf{C}_Y \cdot \mathbf{q}_Y + \mathbf{N}_{N'} \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}_{N'} \otimes \mathbf{O}_Y \cdot \mathbf{q}_Y \end{pmatrix} \quad (\text{A.58})$$

$$= \begin{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}_N \otimes [\mathbf{P}'_X \cdot \mathbf{q}_X + (N-1)\mathbf{O}_X \cdot \mathbf{q}_X + N'\mathbf{C}_{XY} \cdot \mathbf{q}_Y] \\ \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}_{N'} \otimes [N\mathbf{C}_{YX} \cdot \mathbf{q}_X + \mathbf{P}'_Y \cdot \mathbf{q}_Y + (N'-1)\mathbf{O}_Y \cdot \mathbf{q}_Y] \end{pmatrix} = \lambda \begin{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}_N \otimes \mathbf{q}_X \\ \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}_{N'} \otimes \mathbf{q}_Y \end{pmatrix}. \quad (\text{A.59})$$

Man erhält also das reduzierte Eigenwertproblem:

$$\begin{pmatrix} \mathbf{P}'_X + (N-1)\mathbf{O}_X & N'\mathbf{C}_{XY} \\ N\mathbf{C}_{YX} & \mathbf{P}'_Y + (N'-1)\mathbf{O}_Y \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \mathbf{v}_X \\ \mathbf{v}_Y \end{pmatrix} = \lambda \begin{pmatrix} \mathbf{v}_X \\ \mathbf{v}_Y \end{pmatrix}. \quad (\text{A.60})$$

Die Dimension dieses Eigenwertproblems hängt nicht von der Größe der räumlichen Netze ab. Die Anzahl der Habitate N beziehungsweise N' geht nur als Konstante in die Gleichung ein. Zudem sind die Gleichungen unabhängig von der Kopplung lokaler Spezies durch Dispersion.

B. Anhang zur Rekonstruktion von Jacobi-Matrizen

B.1. Vektorisierung von Matrixprodukten

In diesem Abschnitt folgen wir Magnus *et al.* (2019) [68] und betrachten ein Produkt von drei Matrizen $\mathbf{M} = \mathbf{XYZ}$. Die Vektorisierung von \mathbf{M} erhält man durch Stapeln der Spalten:

$$\text{vec}(\mathbf{M}) = \begin{pmatrix} \mathbf{m}_1 \\ \mathbf{m}_2 \\ \vdots \end{pmatrix}, \quad (\text{B.1})$$

wobei \mathbf{m}_i die i -te Spalte von \mathbf{M} ist. Man kann die i -te Spalte von \mathbf{M} erhalten, wenn man \mathbf{Z} durch dessen i -te Spalte \mathbf{z}_i ersetzt:

$$\mathbf{XYz}_i = \sum_j \mathbf{Xy}_j Z_{j,i} = \sum_j Z_{j,i} \mathbf{Xy}_j, \quad (\text{B.2})$$

wobei \mathbf{y}_j die j -te Spalte von \mathbf{Y} ist. Die Summe auf der rechten Seite ist auch das Produkt der Faktoren

$$(\mathbf{Z}_{1,i}\mathbf{X}, \mathbf{Z}_{2,i}\mathbf{X}, \dots) = \mathbf{z}_i^T \otimes \mathbf{X} \quad (\text{B.3})$$

und

$$\begin{pmatrix} \mathbf{y}_1 \\ \mathbf{y}_2 \\ \vdots \end{pmatrix} = \text{vec}(\mathbf{Y}). \quad (\text{B.4})$$

Daher gilt:

$$\mathbf{XYz}_i = (\mathbf{z}_i^T \otimes \mathbf{X}) \text{vec}(\mathbf{Y}). \quad (\text{B.5})$$

Stapelt man diese Gleichungen für die verschiedenen Werte von i , erhält man:

$$\begin{pmatrix} \mathbf{XYz}_1 \\ \mathbf{XYz}_2 \\ \vdots \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} (\mathbf{z}_1^T \otimes \mathbf{X}) \text{vec}(\mathbf{Y}) \\ (\mathbf{z}_2^T \otimes \mathbf{X}) \text{vec}(\mathbf{Y}) \\ \vdots \end{pmatrix} \quad (\text{B.6})$$

und somit das Ergebnis:

$$\text{vec}(\mathbf{XYZ}) = (\mathbf{Z}^T \otimes \mathbf{X}) \text{vec}(\mathbf{Y}). \quad (\text{B.7})$$

B.2. Pseudoinverse eines überbestimmten Gleichungssystems

Betrachte ein System der Form:

$$\mathbf{B}\mathbf{v} = \mathbf{w} . \quad (\text{B.8})$$

Wenn die Zeilendimension von \mathbf{B} größer ist als die Spaltendimension von \mathbf{B} , dann ist das System überbestimmt. Wir können also für ein gegebenes \mathbf{B} und \mathbf{w} nicht erwarten, dass ein \mathbf{v} existiert, das die Gleichung löst. Daher gibt es für jedes \mathbf{v} einen Rest \mathbf{x} :

$$\mathbf{B}\mathbf{v} - \mathbf{w} = \mathbf{x} . \quad (\text{B.9})$$

Unser Ziel ist es ein \mathbf{v} zu finden, für das dessen Rest \mathbf{x} minimal wird. Im Speziellen minimieren wir die euklidische Norm:

$$|\mathbf{x}|^2 = \mathbf{x}^T \mathbf{x} . \quad (\text{B.10})$$

Dieser Ausdruck hat ein einziges Minimum, für das der Gradient verschwindet [116]. Daher können wir das gesuchte \mathbf{v} finden, indem wir fordern:

$$0 = \nabla(\mathbf{x}^T \mathbf{x}) , \quad (\text{B.11})$$

wobei $\nabla = (\partial/\partial v_1, \partial/\partial v_2, \dots)^T$. Umstellen dieser Gleichung liefert:

$$0 = 2(\nabla \mathbf{x}^T) \mathbf{x} \quad (\text{B.12})$$

$$= (\nabla(\mathbf{v}^T \mathbf{B}^T - \mathbf{w}^T)) \mathbf{x} \quad (\text{B.13})$$

$$= \mathbf{B}^T \mathbf{x} \quad (\text{B.14})$$

$$= \mathbf{B}^T \mathbf{B} \mathbf{v} - \mathbf{B}^T \mathbf{w} . \quad (\text{B.15})$$

Diese Bedingung kann man schreiben als:

$$\mathbf{B}^T \mathbf{B} \mathbf{v} = \mathbf{B}^T \mathbf{w} . \quad (\text{B.16})$$

Auf der linken Seite taucht die quadratische Matrix $\mathbf{B}^T \mathbf{B}$ auf. Im Gegensatz zu der nicht-quadratischen Matrix \mathbf{B} lässt sich diese üblicherweise invertieren. Daher können wir die Inverse von links multiplizieren, um die gesuchte Form zu erhalten:

$$\mathbf{v} = (\mathbf{B}^T \mathbf{B})^{-1} \mathbf{B}^T \mathbf{w} . \quad (\text{B.17})$$